

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
ÁREA DE PALEONTOLOGÍA

LAS AVES EN EL CENOZOICO TARDÍO DE MÉXICO

EDUARDO CORONA MARTÍNEZ

Madrid, 2008

Este trabajo se presenta para obtener el grado de doctor.

El director fue el Dr. Antonio Sánchez Marco, del Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid.

El tutor fue el Dr. José Luis Sáenz, de la Universidad Autónoma de Madrid.

Hic labor extremus, longarum haec meta viarum

Virgilo, La Eneida

Este es el rostro, este es el cuerpo,
la carne que se hizo piedra para que la piedra tuviera un
espejo de carne.

La Venta, José Carlos Becerra

AGRADECIMIENTOS

A la familia toda y a los amig@s por soportar estoicamente que el letrero de: “disculpe las molestias que esta obra le ocasiona” se haya interpuesto tantas veces.

A Lalito y Ada, por lo que fue... y por lo que vendrá.

Este trabajo contó con muchas etapas y vicisitudes, de todas siempre se aprendió un poco más, pero lo fundamental fueron y son las complicidades con los amigos (y muchos de ellos colegas) que facilitaron su conclusión.

En especial, estoy en deuda con la generosidad de Antonio Sánchez Marco y José Luis Sáenz por aceptar, respectivamente, la dirección y la tutoría de éste trabajo.

Muchos otros fueron los que ayudaron en distintas etapas y procesos, mencionaré sólo algunos: Maite Alberdi, Raquel Monclús. Isabel Barja, Antonio Gago, Kathleen Babb, Juan Rofes, Sonia Gabriel, Celia Arroyo, Mariana Mondini, Sebastián Muñoz, Joaquín Arroyo, Óscar Polaco, María Teresa Olivera, Fernando Sánchez, Aurelio Ocaña, Paul Hersch, Eduardo López, Lilián González, Lorena Mirambell, a los colegas del ICAZ Bird Working Group, Carmela Fregoso, Benjamín Arteaga, Salvador Castro, Pilar Ricardi, Rosa Elena Tovar, Arturo Argueta, Rosaura Ruiz, Graciela Zamudio, Ricardo Noguera, así como a todos los amigos del Centro INAH Morelos y del Laboratorio de Arqueozoología, SLAA-INAH.

También sería importante señalar a todos aquellos que afectuosamente se interesaban por el curso y desenlace de esta historia, a los que no mencionaré pues la lista podría ser larga...muy larga. Como un paliativo, sugiero que si su nombre fue involuntariamente omitido y cree que debe ser incluido, favor de agregarlo aquí:_____

Todas las sugerencias y recomendaciones fueron atendidas, muchas de ellas incorporadas, pero al final la responsabilidad de lo escrito es sólo mía.

Este trabajo fue posible gracias a diversos apoyos del Instituto Nacional de Antropología e Historia: la beca para estudios de posgrado de la Subcomisión de Capacitación para el personal de investigación; al programa de estímulos al desempeño académico, así como diversas facilidades otorgadas por las autoridades de la Subdirección de Laboratorios y Apoyo Académico, del Laboratorio de Arqueozoología, y del Centro INAH Morelos.

También se contó con la beca del Sistema Nacional de Investigadores del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (México).

Madrid-Temixco-Cuernavaca,

2008

ÍNDICE

1. PREFACIO	1
1.1 Introducción	3
1.2 Objetivos del trabajo	5
2. MATERIALES y MÉTODOS	9
2.1 Definición de Cenozoico tardío	11
2.2 Revisión bibliográfica	15
2.3 Procesamiento de localidades	16
2.4 Ubicación cronológica de las localidades	18
2.5 Tratamiento sistemático	19
2.6 Procedimientos básicos de análisis	21
a) Identificación	21
b) Cuantificación	21
c) Osteometría	22
d) Procedimientos estadísticos	23
e) Índice de diversidad	23
2.7 Datos derivados	24
2.8 Análisis de datos derivados	26
a) Caracterizaciones por diversidad ecológica	27
b) Análisis por dendrogramas	28
c) Análisis de correspondencias	29
2.9 Caracterización tafonómica	30
3. BREVE RECAPITULACIÓN HISTÓRICA SOBRE EL ESTUDIO DE LAS AVES FÓSILES	33
3.1 Los orígenes de la anatomía comparada de aves	35
3.2 Cuvier y los orígenes de los estudios paleornitológicos	38
3.3 Rastreando los primeros pasos de la paleornitología	42

3.4 Importancia actual de los estudios paleornitológicos	45
3.5 Situación en México	48
3.6 Consideraciones	51
4. CATALOGO DE LOCALIDADES	53
4.1 Localidades del Cenozoico tardío en México	55
4.2 Otras localidades con datos insuficientes	72
4.3 Otras consideraciones	72
5. TRATADO SISTEMÁTICO	75
Anseriformes	79
Galliformes	94
Gaviformes	102
Podicipediformes	103
Procellariiformes	108
Pelecaniformes	108
Ciconiiformes	115
Phoenicopteriformes	124
Falconiformes	130
Gruiformes	138
Charadriiformes	140
Columbiformes	145
Psittaciformes	147
Cuculiformes	149
Strigiformes	150
Caprimulgiformes	156
Piciformes	157
Passeriformes	158

6. ELEMENTOS PARA UNA PROPUESTA PALEOAMBIENTAL EN LA LOCALIDAD DE EL CEDRAL, SAN LUIS POTOSÍ	171
6.1 Descripción regional	174
6.2 Sitio de estudio	176
6.3 Datos de las muestras analizadas	178
6.4 Validación de los restos analizados en El Cedral	180
6.5 Análisis por propiedades biológicas	183
6.6 Perfil avifaunístico de El Cedral	186
6.7 Comparación entre la diversidad de las localidades de San Luis Potosí	190
6.8 Consideraciones	192
 7. LAS AVES CONTINENTALES DEL CENOZOICO TARDÍO. AFINIDADES E INTERCAMBIO BIOGEOGRÁFICO	195
7.1 Premisas	200
7.2 Tránsito de aves norte-sur	205
7.3 Tránsito de aves sur-norte	208
7.4 Tránsito aparente de las aves con amplia distribución	211
7.5 Cambios en la diversidad en el Cenozoico tardío	214
7.6 Comentarios sobre las extinciones en el Cenozoico tardío	219
7.7 Pronóstico del registro de aves para el Cenozoico tardío en México	224
7.8 Consideraciones finales sobre el intercambio	228
 8. LAS RELACIONES HOMBRE-AVE EN LA CUENCA DE MÉXICO DURANTE EL PLEISTOCENO TARDÍO	231
8.1 Antecedentes	233
8.2 Premisas	236

8.3 Caracterización avifaunística de la Cuenca de México	238
8.4 Evaluación tafonómica	242
8.5 Diversidad entre las localidades	243
8.6 Aves acuáticas y probable consumo	245
8.7 Sinantropía y ambiente	247
8.8 Extinciones y primeros pobladores	250
8.9 Consideraciones	254
9. CONSIDERACIONES GENERALES	255
9.1 Aspectos históricos	257
9.2 Localidades	257
9.3 Tratado sistemático crítico	258
9.4 Reconstrucción paleoambiental	259
9.5 Intercambio biogeográfico en el Cenozoico tardío	259
9.6 Posible relación de las aves con los primeros pobladores de México	260
10. BIBLIOGRAFÍA	261

LISTA DE FIGURAS:

- Figura 2.1 Correlación entre la escala temporal (Ma) y las edades NALMA para el Cenozoico tardío.
- Figura 2.2 Representación esquelética de guajolote (*Meleagris gallopavo*).
- Figura 3.1 Comparación del esqueleto humano y el de un ave como se ilustra en el libro de Pierre Belon (1555).
- Figura 3.2 Ritmo de producción de la investigación paleornitológica en México.
- Figura 4.1 Ubicación aproximada de las localidades del Cenozoico tardío en México.
- Figura 4.2 Ordenamiento cronológico de las localidades con aves fósiles del Cenozoico tardío en México.
- Figura 4.3 Estado actual de las localidades del Cenozoico tardío de México.
a) Colecciones donde se encuentran depositadas.
b) Cantidad de localidades por edad NALMA,
c) Cantidad de localidades en cada Estado de la República Mexicana.
- Figura 5.1 Contribución porcentual al registro del Cenozoico tardío de México de las órdenes y familias registrados.
- Figura 5.2 Ejemplar de pato pijije (*Dendrocygna bicolor*), identificado en el El Cedral.
- Figura 5.3 Ejemplares del pato de collar (*Anas platyrhynchos*) de dos localidades de San Luis Potosí.
a) tibiotarso
b) húmero
c) fragmento de húmero
d. fragmento de coracoides
- Figura 5.4 Comparativo osteométrico de ejemplares fósiles y recientes del pato de collar (*Anas platyrhynchos*).
- Figura 5.5 Comparativo osteométrico del ejemplar fósil de *Oxyura zapatanima* con taxones similares y actuales.

- Figura 5.6 Ejemplares identificados de guajolote de localidades de San Luis Potosí.
a) fragmento de ulna;
b) fragmento de escapula;
c) fragmento de dentario
- Figura 5.7 Ulna de pelícano blanco (*Pelecanus erythrorhynchus*) identificada en el Peñon de los Baños.
- Figura 5.8 Comparativo osteométrico de cormoranes fósiles y el cormorán neotropical.
- Figura 5.9 Ejemplares fósiles de cormorán neotropical, obtenidos en la Laguna de la Media Luna, San Luis Potosí.
- Figura 5.10 Ejemplar de cigüeña (*Ciconia*) de El Cedral y su comparativo osteométrico.
a) fragmento tarsometarso, vista anterior.
b) comparativo osteométrico de taxones fósiles y actuales.
- Figura 5.11 Ejemplar de cigüeña (*Mycteria*) de El Cedral y su comparativo osteométrico.
a) fragmento tarsometatarso, vista posterior;
b) fragmento tarsometatarso, vista anterior;
c) comparativo osteométrico de taxones fósiles y actuales.
- Figura 5.12 Ejemplar de flamenco de Tepexi de Rodríguez, identificado como *Phoenicopterus stocki*.
- Figura 5.13 Comparativo osteométrico del flamenco de Tepexi.
- Figura 5.14 Comparativo osteométrico de ejemplares de flamencos fósiles y el flamenco rosado (*Ph. ruber*).
- Figura 5.15 Ejemplares de la chara mexicana (*Aphelocoma ultramarina*), identificados en El Cedral.
a) fragmento de fémur;
b) fragmento de húmero.

- Figura 5.16 Túrdidos identificados de El Cedral.
a. zorzal (*Catharus* sp.)
b) tordo (*Turdus* sp.).
- Figura 6.1 Ubicación aproximada de las localidades mencionadas en este capítulo: 1, El Cedral; 2, Cueva La Presita; 3, Laguna de la Media Luna.
- Figura 6.2 Resumen de taxones identificados en “El Cedral”.
- Figura 6.3 Dendrograma de similitud de los puntos de obtención de restos en la localidad de El Cedral.
- Figura 6.4 Gráfico al 100% que muestra la composición avifaunística en El Cedral por hábitat.
- Figura 6.5 Gráfico al 100% que muestra la composición avifaunística en El Cedral por estacionalidad.
- Figura 6.6 Análisis de correspondencias de las aves identificadas en El Cedral.
- Figura 6.7 Contribución de de las especies y las variables al análisis de correspondencias.
- Figura 6.8 Representación esquemática de la propuesta de reconstrucción paleoambiental de El Cedral, basado en el perfil avifaunístico.
- Figura 6.9 Resumen de taxones identificados en las localidades adicionales de San Luís Potosí, indicando los que son similares con los de El Cedral.
- Figura 6.10 Gráfico comparativo de diversidad entre localidades de San Luis Potosí, con base en el Índice de distinción taxonómica.
- Figura 7.1 Ubicación de las zonas biogeográficas aquí discutidas.
a) a escala continental, basado en Vuilleumier (1985).
b) en la escala de México, basado en Halffter (1965).
- Figura 7.2 Resumen de taxones con tránsito aparente en dirección norte-sur, durante el Cenozoico tardío.

- Figura 7.3 Resumen de taxones con tránsito aparente en dirección sur-norte durante el Cenozoico tardío.
- Figura 7.4 Resumen de taxones de amplia distribución y la posible dirección de su tránsito durante el Cenozoico tardío.
- Figura 7.5 Comparativo de los taxones que participaron en el intercambio y las direcciones de tránsito, entre los resultados de este estudio y el de Vuilleumier (1985, Tabla IV).
- Figura 7.6 Gráfico que muestra la proporción de familias y géneros que participan en el GABI, de acuerdo con los datos aquí expuestos.
- Figura 7.7 Gráfico que muestra la hipótesis sobre la dinámica de cambios en la composición avifaunística durante el Cenozoico tardío.
- Figura 7.8 Resumen de los taxones con algún grado de extinción durante el Cenozoico tardío y su relación con la afinidad zoogeográfica.
- Figura 7.9 Resumen del pronóstico de taxones que podrían estar registrados para el Cenozoico tardío de México.
- Figura 8.1 Resumen de las localidades de la Cuenca de México.
a) Mapa con su ubicación aproximada.
b) Tabla con número de taxones registrados por localidad y dataciones disponibles.
- Figura 8.2 Resumen de taxones identificados en localidades de la Cuenca de México para el Pleistoceno tardío.
- Figura 8.3 Resultados de la aplicación del índice de Ericson (1987) en tres localidades.
- Figura 8.4 Gráfico comparativo de diversidad entre localidades de la Cuenca de México, con base en el Índice de distinción taxonómica
- Figura 8.5 Análisis de correspondencias de las aves identificadas en la Cuenca de México.
- Figura 8.6. Contribución de las especies y las variables a los ejes del análisis de correspondencias.

- Figura 8.7 Dendrograma de similitud de las localidades de la Cuenca de México.
- Figura 8.8 Gráfico que relaciona los grupos de localidades resultantes del dendrograma (figura 8.7) con los hábitat de las aves acuáticas identificadas.
- Figura 8.9 Resumen de taxones con distintos grados de extinción en las localidades de la Cuenca de México.
- Figura 8.10 Variación del ambiente durante la transición del Pleistoceno al Holoceno en la Cuenca de México.

1. PREFACIO

1.1 Introducción

La paleobiología es el estudio de la vida antigua y de las transformaciones que ocurren en la escala temporal y espacial, provocadas principalmente por los cambios en la geografía y el clima, así como por la respuesta de los ecosistemas a esos cambios, componentes que influyen en buena medida a constituir el escenario donde evolucionan los seres vivos. Para temporalidades geológicas más recientes, los datos que proporcionan los ambientes pretéritos permiten estudiar el impacto de las primeras poblaciones humanas en los organismos durante el Cuaternario tardío (Olson y James, 1982; Jablonski y Sepkoski, 1996).

En esa perspectiva, el estudio de los restos animales ya no guarda sólo el interés básico de la sistemática por nombrar y catalogar, sino que se asumen como fuentes para conocer la historia de un taxón o de una comunidad ecológica, al obtenerse una gran variedad de datos como son, la presencia y la distribución, o bien aspectos sobre morfología, anatomía, fisiología y comportamientos de los organismos, así como la probable composición de las paleocomunidades. Además desde la perspectiva cultural, nos proveen de datos sobre el escenario donde las antiguos pobladores humanos realizaron los diversos aprovechamientos sobre los organismos, principalmente como medio de subsistencia.

Las aves, por su parte, son un grupo que desde la antigüedad ha ejercido una gran atracción sobre el hombre, ya sea por el colorido de su plumaje, por su canto o por su comportamiento y por usar el medio aéreo para transportarse. Con el tiempo, una vertiente de esta atracción se ha traducido en la elaboración de diversos conceptos y teorías biológicas, baste recordar algunos de las principales obras del conocimiento naturalista y biológico para encontrarnos con el papel destacado que ha tenido este grupo de organismos, entre ellos se pueden mencionar la “*Historia Animalium*” de Aristóteles, la “*Historia Natural*” de Plinio, o

bien el surgimiento de las primeras obras especializadas en aves a lo largo del siglo XVI como las de William Turner y Pierre Belon (Corona-M., 2002a), hasta llegar al clásico estudio de Darwin (1859): “El Origen de las Especies”, donde las aves tienen un papel destacado en dos aspectos. Por un lado, con las palomas domésticas y a partir de sus conocimientos en las técnicas que usan los criadores de animales, plantea el importante papel de la variación y la selección en la modificación de los organismos, demostrando así que son hechos naturales. Por otro, cuando al identificar y comparar los pinzones colectados en las Islas Galápagos, observa también la variación en las adaptaciones para la obtención de alimento, fenómeno que explica a través de la selección natural.

Posteriormente, no es raro encontrar que otros conceptos y teorías biológicas tengan como fuente original el estudio de las aves, tales como: la regulación en la abundancia y distribución de la fauna; el efecto del ambiente en el comportamiento y la fisiología; el significado de la variación biológica, la evolución de la organización social; las bases sensitivas de la migración y la navegación, así como los mecanismos de especiación (Konishi *et al.*, 1989).

El estudio de los restos fósiles de aves, como se explicará más adelante, cuenta con un éxito desigual. Sin embargo, las investigaciones de los últimos años han destruido los mitos acerca de la escasez de restos fósiles avianos debido a la fragilidad de los huesos, tal y como se ha demostrado con los trabajos compilatorios de Olson (1985) y Tyrberg (1998) o bien varios de los trabajos que se citan aquí.

Los problemas más acuciantes en el estudio de los restos fósiles de aves se remiten a la falta de especialistas, de colecciones científicas confiables y a la incertidumbre que se tiene del propio registro fósil por métodos inadecuados de recuperación. Pero las causas de ellos son diversas, y seguramente muchas de ellas son compartidas con otras disciplinas o campos científicos, mientras que otras causas se encuentran más allá del ámbito propio de la ciencia, como puede

ser la fascinación social que ejercen algunos organismos, que en el caso de la paleontología se refiere principalmente a la megafauna, y de ellos el caso más representativo es el de los dinosaurios (Sanz, 1999).

En México, la paleontología tiene cerca de 200 años actividad continua en el país (Corona-M. 2002b), sin embargo, el estudio de los restos de aves es parte de una agenda que se ha desahogado lentamente, lo que ha provocado que sus resultados sean muy escasos, se encuentren dispersos y poco sistematizados. También llama la atención que México tenga un registro paleornítico pobre sobre todo si consideramos que actualmente es uno de los países con mayor diversidad de aves, al registrar casi el 10% de total mundial. Sin embargo, esto ha cambiado, en promedio durante los últimos 15 años se han estudiado y publicado más yacimientos que los estudiados en los primeros 80 años del siglo XX. Es por ello que la intención aquí es ofrecer una visión de conjunto, una caracterización del estado actual que guarda la paleornitología en México y de las posibles rutas de análisis que se pueden seguir con los datos disponibles.

1. 2 Objetivos del trabajo

Mi interés en el tema surge a partir del trabajo que desarrollo en análisis de faunas del Cenozoico tardío y en el caso de las Cuaternarias, de su probable relación con el hombre, aspecto que también me ha llevado a estudiar faunas, y varias veces avifaunas del siglo XVI, mismas que ya he tratado previamente (Corona-M, 2002a y referencias ahí contenidas).

Cuando comencé a abordar la identificación de aves en localidades del Pleistoceno descubrí la dispersión de datos, la falta de referencias o la imprecisión que contenían algunas de ellas. Amén de que no había equipos de investigación activos en el país. Los antecedentes más directos de este trabajo son dos tesis de Licenciatura, una incompleta y descuidada en la información (Mena de la Peña, 1975). La otra, con un trabajo muy detallado, pero que básicamente es un listado

de lo que se conocía hasta principios de la década de los 80's (Barrios, 1985). Cabe mencionar que este fue un texto de referencia muy influyente en el conocimiento de la paleontología de vertebrados, pero que desafortunadamente nunca fue publicada, ahora está rebasado en información y concepto.

Fue este el origen de la propuesta de reunir todos los datos disponibles desde fines del siglo XIX a la fecha y de todos los períodos sobre las aves cenozoicas descubiertas en el país.

El punto aquí es si la información disponible permitiría hacer análisis concretos de localidades o de grupos taxonómicos, similares a los que se han efectuado en otros países. Sin embargo, la escasez de datos no permite hacer una amplia profundización. Frente a ello hay dos actitudes, la de asumir que los datos no son suficientes, aunque nunca sepamos la dimensión de la suficiencia, y esperar a una muestra "ideal" o usar los datos disponibles, mostrar los problemas que encierran las identificaciones, probar los alcances y las limitaciones que provee la interpretación de datos.

Por lo que se observará he escogido la segunda ruta. Para ello propongo hacer una breve revisión histórica del desarrollo de la paleornitología, buscando explicaciones a ese desarrollo desigual, y porque es un tema también escasamente tratado, pero del que la compilación y la revisión de la literatura disponible me permitió generar una serie de preguntas sobre el posible desarrollo histórico de este campo. Posteriormente, se presenta la información disponible, al discutir la caracterización de las localidades y abordar el tratamiento sistemático de los datos disponibles, lo que considero puede ser una base para el desarrollo de las futuras investigaciones en paleornitología y finalmente, se buscó colocar los datos conocidos en tres escenarios diferentes para mostrar el potencial de aprovechamiento que se puede hacer de ellos, sea como vectores de la biogeografía histórica, de la reconstrucción paleoambiental y como elementos del

escenario en que desarrollaron los primeros cazadores-recolectores en el Centro de México.

Por tanto, la intención que subyace y orienta al presente trabajo es el de integrar la información, poner un orden actualizado, buscando concitar el interés para integrar equipos activos de investigación en éste campo.

Con base en lo expuesto, el resumen de los objetivos a cubrir en el presente trabajo son:

Objetivo general. Presentar una base informativa ordenada y actualizada del registro en México de las aves durante el Cenozoico tardío, así como tres escenarios de la utilidad de los datos disponibles.

Objetivos particulares.

- a) Establecer un mínimo marco histórico sobre el origen y desarrollo de las investigaciones relativas a las aves en contextos paleobiológicos
- b) Presentar un marco geocronológico actualizado de las localidades donde se hallan o se presume la existencia de restos de aves.
- c) Establecer un catálogo sistemático crítico con base en las evidencias osteológicas y sistemáticas disponibles.
- b) Analizar el posible papel que jugó el actual territorio mexicano en la dispersión e intercambio biogeográfico de las aves en el Cenozoico tardío.
- c) Utilizar el valor de las aves como indicadoras de paleoambientes.
- d) Evaluar con la información disponible los métodos existentes para diferenciar depósitos naturales de los culturales, cuando no hay evidencias tangibles de uso humano.

d) Discutir el papel de las primeras poblaciones humanas en la extinción de algunas aves en el Pleistoceno tardío.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

El presente trabajo busca que la información de las aves fósiles registradas en localidades mexicanas pueda ser contrastada y correlacionada con los datos obtenidos en otras fuentes neontológicas o paleontológicas. Con esa finalidad, se siguió un proceso que partiendo y mostrando los datos originales donde se observan diferencias naturales en la aplicación de criterios metodológicos o conceptuales, se actualice y homogenice la información obtenida. En este apartado se informan los criterios usados en este proceso, además se indican los métodos generales utilizados para organizar y analizar la información registrada.

Con un afán de simplicidad y de continuidad de lectura se ha preferido ubicar algunos aspectos particulares de método en el capítulo que le correspondiese, indicándolo al inicio del mismo.

A lo largo del texto, la notación de las cronologías es Ma (*mega annum*), para millones de años y ka (*kilo annum*) para miles de años (Harland *et al.*, 1990).

2.1 Definición de Cenozoico tardío.

La geocronología es por definición tanto la datación como la determinación de una secuencia temporal de eventos en la historia de la tierra y donde dichos eventos son parte de sistemas irreversibles, tales como la evolución orgánica o la desintegración isotópica. Con ello se provee de una base teórica más allá del registro geológico preservado, donde la naturaleza, y la relación de ciertos eventos, pueden ser reconocida o predecida, de tal forma que algunas partes faltantes del registro pueden ser identificadas. Dos de sus principales métodos son: la geocronometría numérica, que incluye el paleomagnetismo, la estratigrafía, la estratigrafía isotópica y la cicloestratigrafía de Milankovitch. Mientras que segundo se basa en los cambios faunísticos.

En ese contexto, es importante delimitar el período de tiempo que se va a analizar. En un sentido cronoestratigráfico formal y establecido por la Comisión Internacional de Estratigrafía (ICS), en asociación con la Unión Internacional de Investigación del Cuaternario (INQUA), la era del Cenozoico tardío o período Cuaternario comprende los últimos 2.7 Ma. Su límite se ha definido desde 1948 a partir de las primeras evidencias de enfriamientos con magnitudes de eras glaciares o de grandes placas de hielo, las que inicialmente se correspondían con el inicio del Pleistoceno, sin embargo, ahora se sabe que estos enfriamientos iniciaron antes, por lo que se ha removido este límite, y actualmente este coincide con el límite cronomagnético Gauss / Matuyama, obtenido de manera independiente (Gibbard *et al.*, 2007).

El establecimiento de dichos límites no ha estado exento de debates, sobre todo en el caso del límite inicial del Plioceno (Bell *et al.*, 2004). De manera alternativa, en Norteamérica se ha introducido un esquema biocronológico, basado en los mamíferos terrestres, o NALMA, como son conocidas debido a sus siglas en inglés (*North American Land-Mammal Ages*), a partir de ello se estableció un concepto operativo que se ha hecho tradicional entre los paleontólogos del Cuaternario, al considerar que su temporalidad de interés es la parte final del Cenozoico, donde se incluyen como un conjunto el Plioceno, Pleistoceno y el Holoceno, abarcando un lapso de 5 Ma (Bell *et al.*, 2004). sin que exista una correlación plena entre los límites de estos períodos y los del esquema biocronológico. A este período, por simplicidad, también se le denomina Cenozoico tardío y con ese sentido es usado en este trabajo.

En la Figura 2.1, se pueden observar los detalles del Cenozoico tardío como son usados en este trabajo, su base esta dada en función de la aparición de ciertos taxones que se consideran índice (Webb *et al.*, 2003; Bell *et al.*, 2004), sin embargo, para este trabajo se ha preferido destacar los límites temporales de estas edades, así el Blancano, que abarca prácticamente todo el Plioceno y se ubica entre los 5.2 y 4.6 Ma a los 1.77-1.35 Ma; el Irvingtoniano, que equivale al

Pleistoceno temprano, entre los 1.7 a los 0.21-0.16 Ma, mientras que el Rancholabreano o Pleistoceno tardío concluye entre los 13 y 9 ka, aunque el límite arbitrario se ubica a los 10 ka.

Algunos autores han tratado de correlacionar el fin del Pleistoceno con las extinciones de megafauna, sin embargo, este proceso cubre un período que va de los 23 a los 9.5 ka (Grayson, 1989; 1991). También es importante destacar que es común considerar una subdivisión del Rancholabreano que cubre los últimos 50-40 ka, a la que se denomina Wisconsiniano, que se ha adoptado por el alcance de las dataciones de radiocarbón y por la gran cantidad de restos que se recuperan (Bell *et al.*, 2004), su nombre es remanente del anterior sistema que clasificaba el Pleistoceno tardío a partir de cuatro glaciaciones y sus interglaciares respectivos, pero que hoy se entiende a partir de los elementos antes mencionados.

El Cenozoico tardío, como se ha definido aquí, presenta varias ventajas para los estudios paleofaunísticos en América del Norte, ya que permite evaluar los recambios de fauna en escalas más cortas de tiempo que las de la era Cenozoica, creando un área de coincidencia entre la evidencia neontológica y paleontológica ya que varios los taxones actuales están representados o tienen representantes cercanos en esas temporalidades (Webb *et al.*, 2003; Bell *et al.*, 2004). En ese lapso también ocurren otros dos procesos que influyen en la diversidad faunística, uno corresponde a los procesos de intercambio continental entre las faunas del Norte y del Sur, siendo el mayor de ellos el que se ha denominado el Gran Intercambio Biótico Americano (GABI, por sus siglas en inglés) que se desarrolla entre los vertebrados terrestres a partir del establecimiento del puente panameño durante el Plioceno (aproximadamente 3.7 Ma) (Webb, 1976; 1985), y donde el actual territorio mexicano debió jugar un papel clave como zona de tránsito y diversificación, aunque esto ha sido poco estudiado. Por otro lado, se encuentra a

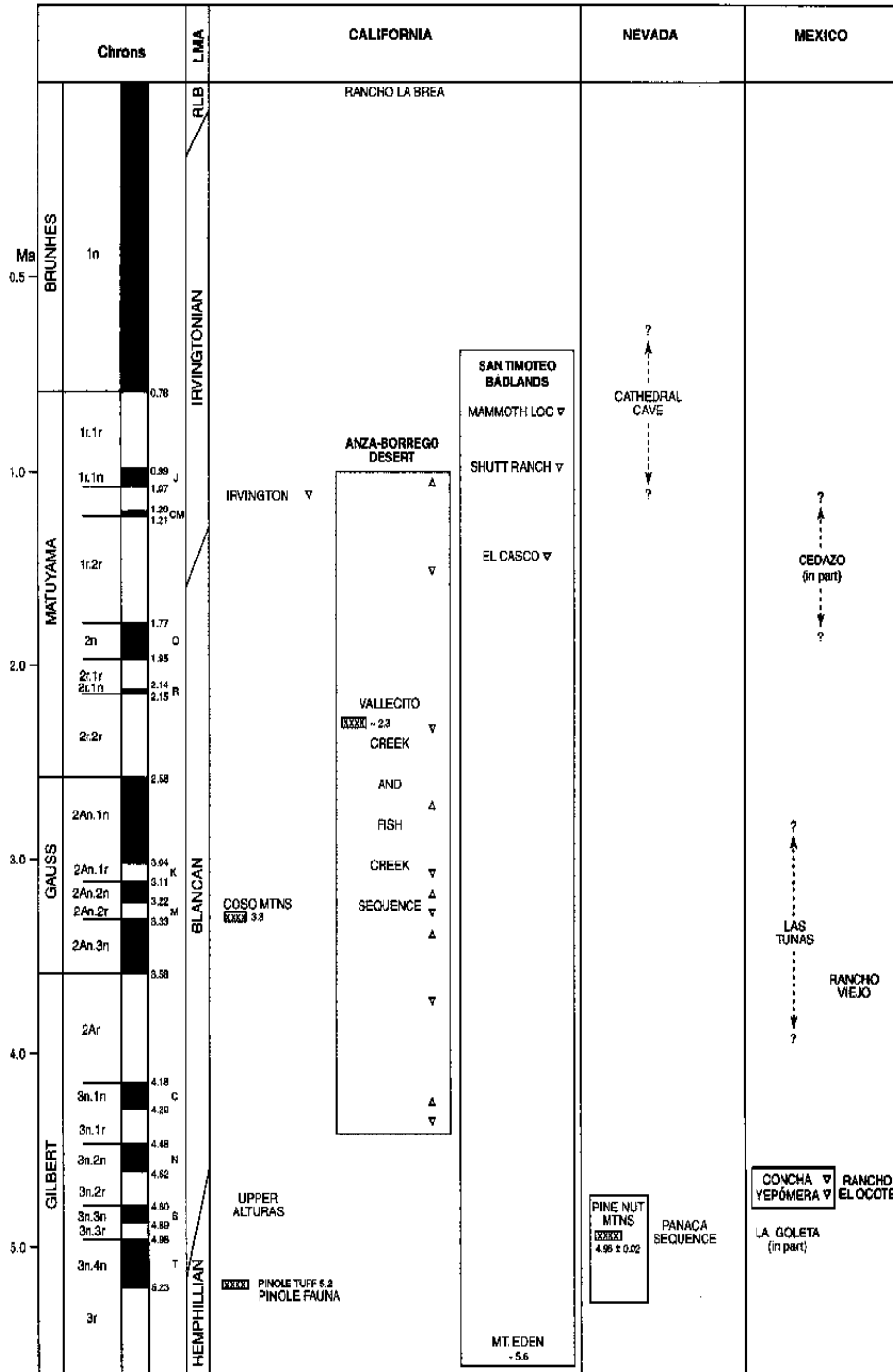


Figura 2.1 Correlación entre la escala temporal (Ma) y las edades NALMA para el Cenozoico tardío. Como referencia se ilustra con la ubicación de algunas de las localidades mejor conocidas de Norteamérica y de México. (Modificado de Bell *et al.*, 2004).

finis del Pleistoceno el tránsito del hombre en el continente Americano, lo que permite evaluar si el poblamiento pudo ser un vector de la desaparición de parte de la avifauna.

La aplicación del esquema biocronológico de las NALMA se ha hecho extensivo a las localidades mexicanas (Bell *et al*, 2004; Montellano-Ballesteros y Arroyo-Cabral, 2002 y referencias), por lo que se consideró relevante que los datos de las aves estuviesen integrados en un esquema de interpretación único, toda vez que son varias las localidades que se comparten entre ambos grupos, como se mostrará en el capítulo respectivo.

Las características del registro fósil de aves fue una de las principales razones para seleccionar este período de estudio, toda vez que este es muy escaso entre el Mesozoico tardío al Cenozoico temprano, incluido el Mioceno. donde se encuentran 11 localidades con 18 taxones identificados, de los cuáles seis son extintos, así como restos no identificados y otras evidencias como cáscaras de huevo y plumas, ambos de tipo aviano, pero que no se han referido a algún taxón más específico. Por su parte, las localidades del Plioceno-Pleistoceno son las mayoritarias y donde se encuentra representada una mayor diversidad, como se verá en el catálogo de localidades y el tratado sistemático.

2. 2 Revisión bibliográfica

Como se podrá observar en la literatura citada, las fuentes analizadas comprenden desde el siglo XIX a la fecha. Esta compilación avanzó en dos vertientes, por un lado permitió construir tanto el catálogo de localidades, como el tratado sistemático. En esta parte se trató de ser lo más exhaustivo posible, sin embargo, es posible que alguna fuente o algún dato disperso se haya escapado.

El otro aspecto fue el desarrollo de la parte histórica, donde me concentré en establecer un contexto general sobre el origen y desarrollo de los estudios paleorníticos, que a su vez sirviera de marco de referencia a lo que se había

hecho en México. En ese sentido, es una primera aproximación a un tema poco abordado, del cuál sólo se apuntan aspectos relativos a algunos de los debates que surgen alrededor de este tipo de estudios, pues abordarlos hubiera significado ampliar la búsqueda de fuentes y ello estaría fuera del marco de estudio que nos hemos propuesto.

En cuanto a las principales bibliotecas donde obtuve la mayoría de las fuentes consultadas se encuentran: Laboratorio de Arqueozoología, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México; Laboratorio de Arqueozoología, Universidad Autónoma de Madrid, España, en particular el fondo de Francisco Hernández; la Biblioteca del Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid; la de la Facultad de Ciencias de la Universidad Autónoma de Madrid y la Biblioteca Nacional de Francia, estas dos últimas tanto en sus recursos físicos como electrónicos. Otros son los recursos bibliográficos electrónicos que en los últimos años ha compilado y puesto a disposición pública la *Society of Avian Paleontology and Evolution* (Tyrberg, 2007). De manera particular debo resaltar la cooperación e intercambio de citas que mantuve con T. Tyrberg del Museo Sueco de Historia Natural.

2.3. Procesamiento de localidades

El catalogo de localidades comprende aquellas donde se han recuperado restos óseos, y se han descartado los pocos yacimientos donde se registran evidencias importantes, pero sutiles y con mayores dificultades de identificación, tales como las cáscaras de huevo y las huellas, estas han sido compiladas por Rodríguez de la Rosa y colaboradores (2004). Tampoco se incluyó la localidad de Isla Cedros, Baja California, por ser la única con aves marinas y por que su cronología aceptada abarca desde el Mioceno tardío (Henfiliano) hasta el Plioceno medio (Blancano), sin que se puedan asociar las aves a una temporalidad más precisa (Chandler, 1990; Barnes, 1992).

Es común que la mayoría de las localidades paleontológicas, sobre todo las publicadas antes de 1970, se ubiquen en términos cronológicos a partir de período y época, e incluso no es raro encontrar aquellas que ocupan secuencias muy largas, sin que los restos identificados se asocien a una temporalidad específica. En tal virtud, se incluyeron todas aquellas cuya identificación cronológica contenía al menos los términos Plioceno o Pleistoceno:

Los datos procesados que se incluyen en el catálogo son:

- a) denominación de la localidad, de acuerdo con la publicación;
- b) ubicación. Se homogenizó, para que todas contuvieran los datos de Estado, Municipio y coordenadas geográficas, ver detalles adelante en este apartado;
- c) dataciones disponibles: generalmente son los datos de período y época, complementado, en ocasiones, con la caracterización informal de: temprano, medio o tardío. Se incluyeron las referencias a dataciones radométricas, la edad en el sistema de mamíferos terrestres, sobre este último ver detalles en el apartado de geocronología;
- d) otros grupos de fauna recuperados,
- e) el ambiente sedimentario (fluvial, lacustre o cueva).
- f) las referencias originales.

Para determinar la ubicación geográfica de las localidades se utilizó una carta de la República Mexicana 1:100 000 (INEGI, 2001). Cuando en la referencia original se proporcionaban las coordenadas, estas se comprobaron. En caso contrario, por cada localidad se procedió a ubicar el poblado de referencia más cercano, obteniéndose las coordenadas hasta minutos. Dada la distribución territorial de las

localidades, esta información se considera suficiente, en tanto se cuenta con georeferencias más precisas.

Para facilitar la discusión algunos yacimientos se han agrupado y denominado de manera informal en áreas. estas son aquellas localidades que presentaban cercanía temporal y geográfica, e incluso como en el caso de la Cuenca de México, se establecieron subáreas, siguiendo la antigua constitución de los lagos.

Además se incluyó una breve información sobre las aves identificadas, usando nombres comunes, así como la colección o colecciones donde se encuentran los materiales.

2. 4. Ubicación cronológica de las localidades

Cabe destacar que a la fecha no se había hecho una revisión cronológica de las localidades con aves fósiles. El único antecedente de ello se limitaba a dar cuenta de lo señalado en la publicación, principalmente su ubicación por época (Barrios, 1985). Además, se considera que una gran mayoría de las localidades reportadas hasta aproximadamente 1970 son pobremente descritas e incluso tienen serios problemas para ser localizadas, en consecuencia adolecen tanto de información estratigráfica confiable como de mediciones radiométricas (Miller y Carranza-Castañeda, 1984; Arroyo *et al.*, 2002; Webb *et al.*, 2003). Tendencia que ha tratado de revertirse en los años recientes.

Como se ha señalado, aquí se hace una propuesta de trabajo a refinarse en tanto se efectúan estudios más detallados. Para su elaboración se ha partido de la información existente en las publicaciones, considerando primeramente los datos del período y la época, así como la caracterización informal por las denominaciones: temprano, medio o tardío. Cuando fueron proporcionadas, se consideró tanto la datación radiométrica o la edad NALMA, basado en esos datos algunas localidades fueron asignadas este último sistema de edades, principalmente al Rancholabreano.

2.5 Tratamiento sistemático

La mayoría de las aves que aquí se registran corresponden a taxones actuales o son filogenéticamente muy cercanos a éstos. Lo cual no es equivalente a que la sistemática del grupo no esté exenta de debates y cambios, en la búsqueda de que las clasificaciones intenten representar parte del orden filogenético. Sin embargo, la intención de este trabajo es la de ofrecer un sistema integral de referencias basado en las fuentes más generales y de uso común tanto en la ornitología, como en la paleontología; con posibilidades de actualización continua a partir de los futuros registros.

Con base en ello, este tratado sistemático se refiere a taxones que se ubican en la subclase Ornithurae: infraclase Carinatae: Superorden Neognathae (Gill, 1990; Feduccia, 1999). Para las categorías de Orden, Familia e inferiores se adoptó como base el orden sistemático ampliamente aceptado de la *American Ornithologist's Union* (A. O. U., 1998; 2000) y suplementos (Banks *et al.*, 2003; 2004). Los taxones extintos se incorporan al inicio del nivel jerárquico que les corresponde, y en el caso que estos debieran seguir un orden, se hizo a partir de la propuesta de Brodkorb (1963, 1964, 1967, 1971, 1978) y Olson (1985).

Para la nomenclatura científica en las categorías de género y especie, en el caso de taxones con representantes actuales se continuó aplicando el criterio de la A. O. U. También se respetó la denominación original de los autores para señalar las identificaciones tentativas, las que pueden ser un signo de interrogación (?), el uso de cf. (*confer* o parecido a) o de ca. (*circa* o cercano a); o referirlo a dos taxones muy similares, dado que están señalando un complejo taxonómico. Hubo algunos casos donde se reportó a un ave a partir de su nombre común, por lo que se les asignó un taxón de forma conservadora, es decir en el nivel jerárquico que los engloba o bien se estableció si había correspondencia plena entre el nombre común y el científico. En estos casos, se hace la indicación correspondiente en la sección de comentarios dentro de cada taxón.

Mientras que en el caso de los taxones fósiles, se tuvo que discernir la base conceptual aplicada para describir el taxón, ya que se han usado desde pequeños fragmentos hasta series de varios ejemplares, otros se apoyan en criterios geocronológicos y otros en ligeras modificaciones de tamaño o forma, sin considerar la variación de las especies, ni intentar alguna correlación con modos de vida, con aspectos evolutivos o biogeográficos, lo que se constituyó en una práctica compleja de la paleontología de aves (Amadon, 1963; Steadman, 1980, Olson, 1985, Amadon y Short, 1992; Feduccia, 1999, Stewart, 2002). Algunos de estos casos se han intentando enmendar asignándolos como subespecies de taxones actuales, concepción que también es ya de por sí compleja de aplicar en neontología (Zink, 2004), razón por la que también se evito su aplicación aquí. Varias de ellas han sido objeto de discusión y revisión en el pasado, proponiéndose su reasignación a taxones recientes, criterio que se aceptó aquí y se indica en los casos aplicables.

En éste trabajo se han seleccionado y discutido con base en datos osteométricos algunos de estos casos de taxones fósiles. en particular de los flamencos (*Phoenicopterus*), cormoranes (*Phalacrocorax*), cigüeñas (*Ciconia* y *Mycteria*), y el correcaminos (*Geococcyx*).

En cada taxón identificado, se indican las localidades donde se registra, el rango de la temporalidad que abarca su presencia, tanto en período como en edad NALMA. Así como una sección de comentarios, donde se incluyen datos sobre su presencia actual, los comentarios sobre su sistemática y el registro que puede tener en localidades norteamericanas.

Los datos recientes de cada taxón son tomados de Howell y Webb (1995), Elphick *et al.* (2001) y Sibley (2001), o en casos particulares de otra fuente se hace la indicación pertinente.

Finalmente, es a partir de éste listado revisado, del que se partirá para hacer los análisis que se presentan en los subsiguientes capítulos.

2. 6. Procedimientos básicos de análisis

a) Identificación. En los casos donde se efectuó la identificación de ejemplares en localidades no publicadas por el autor, como son Tepexi de Rodríguez, El Cedral, Laguna de la Media Luna y el Peñón de los Baños, estas se hicieron mediante la comparación con materiales de referencia, principalmente de las Colecciones Osteológicas del Laboratorio de Arqueozoología en el Instituto Nacional de Antropología e Historia y del Laboratorio de Arqueozoología, en la Universidad Autónoma de Madrid, así como atendiendo los criterios de determinación y la nomenclatura anatómica general ya establecida (Howard, 1929; Olsen, 1979; Gilbert *et al.*, 1985; Cohen y Serjeanston, 1986; Baumel y Witmer, 1993;) (Figura 2.2).

b) Cuantificación. Cuando fue necesario se contabilizaron los restos mediante los procedimientos más directos. Por número de restos (NR), que son todos los elementos de un taxón identificado presentes en la muestra. Otro cálculo más conservador es el que intenta obtener una representación de los ejemplares presentes en la muestra, comúnmente denominado Número Mínimo de Individuos (NMI). Para ello, por cada taxón se cuentan las piezas esqueléticas no repetidas, mientras que las apendiculares, que son pares, se contabilizan por el lado al que pertenecen. El valor más alto así obtenido corresponde al NMI del taxón (Klein y Cruz-Urbe, 1984). Para una discusión reciente sobre la fiabilidad positiva de estos índices cuantitativos se puede consultar a Lyman *et al.* (2003)

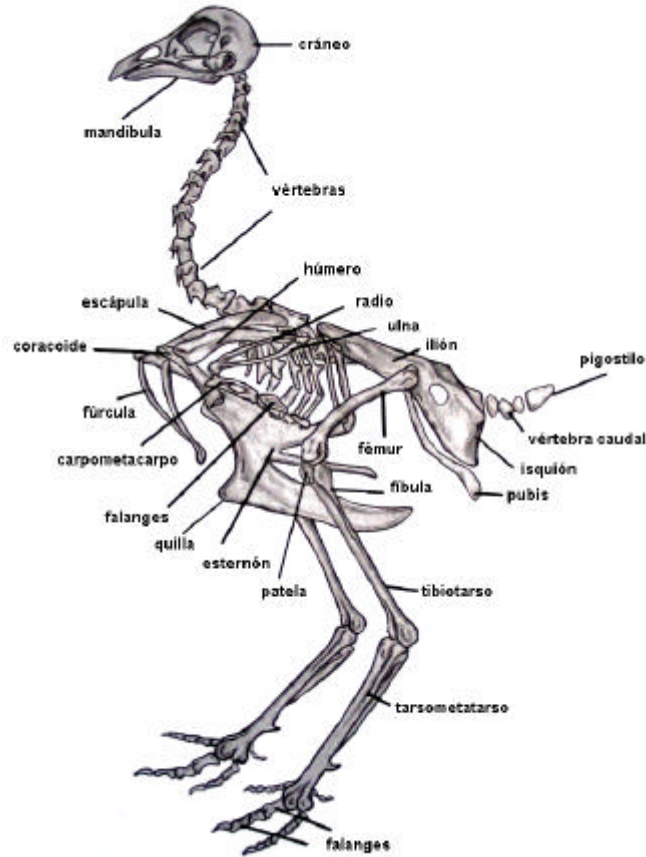


Figura 2.2 Representación esquelética de guajolote (*Meleagris gallopavo*). Modificado de Gilbert *et al.*, 1985

c) Osteometría. Las medidas de los ejemplares que estudié fueron tomadas en mm de acuerdo con el método de Von den Driesch (1976). Para su comparación se utilizaron medidas de diversas fuentes, tanto de ejemplares de las colecciones ya referidas, como medidas publicadas como son las proporcionadas por Gilbert *et al.*, (1985), si es otra fuente se indica en el comparativo respectivo. Mediante estos valores se halló la desviación *standard* (d. s), o típica. Se ha considerado que estas medidas forman parte de una población con una distribución normal, de tal forma que el 95% de la variación se representa mediante la media más dos desviaciones típicas, o el 99.7 % se representa mediante la media más tres desviaciones típicas (Simpson *et al.*, 2003). Estos rangos permiten evaluar si las medidas observadas se incluyen

dentro de ellos o no, y por tanto si forman parte de la variación en la especie indicada.

d) Procedimientos estadísticos. En los casos que fue necesario utilizar comparativos estadísticos se prefirió utilizar métodos no paramétricos aplicables a muestras pequeñas y prácticamente sin ninguna condición en la forma de la distribución muestral. Una fue la prueba Kolmogorov-Smirnov (K-S) que permite comparar la distribución de los datos de dos muestras independientes. La otra fue la prueba de ji cuadrada (χ^2) para evaluar la asociación entre dos variables (Fowler y Cohen, 1999). En ambos casos, mientras mayor es el valor de la probabilidad obtenida, mayores posibilidades de que las distribuciones sean similares o estén asociadas, según el caso. Las pruebas fueron procesadas mediante el programa PAST (Hammer *et al.*, 2001; 2007).

e) Índice de Diversidad. La riqueza y distribución de especies son elementos que ayudan a caracterizar una comunidad biológica, sin embargo en el caso de las paleocomunidades han surgido dos grandes posturas, una que refuta la posibilidad de que puedan usarse dado que son altamente dependientes del tamaño muestral (Grayson, 1984; Smith, 2001). Mientras otra, considera que pueden ser aplicables, aunque deben verse con precaución, tratando de ponderar los resultados obtenidos, debido principalmente a que son muestras sesgadas (Etter, 1999, Lyman, 1994). Por mi parte, considero que es más factible la segunda opción, ya que aun cuando el modo más simple de medir la diversidad es por un conteo de especies y hacer una evaluación cualitativa. Lo cierto, es que las muestras en paleobiología siempre son más limitadas y sesgadas que las de poblaciones actuales, pero que reconociendo esa limitación la aplicación de estos índices puede servir como herramienta para la construcción y evaluación de escenarios paleoambientales probables, al incorporar mediciones de la proporción entre especies raras y comunes, de la riqueza de especies y de su distribución equitativa, así como los posibles

cambios que surgen con el tiempo debido a causas naturales o por influencia humana (Miotti y Salemne, 1999).

Otro elemento es que su comparación con otras muestras puede dificultarse, debido al tamaño y la distribución muestral o a las condiciones de muestreo, todas ellas, al menos, producto de varios procesos tafonómicos. Para tratar de minimizar estos efectos se utilizó el índice de Distinción Taxonómica (Clarke y Warwick, 1998). Las ventajas de éste es que es un derivado del índice de Simpson que nos permite la comparación de localidades mediante listados taxonómicos; no depende del tamaño muestral, excepto en casos donde es muy pequeño. Además, proporciona los valores del índice con índices de confianza, obtenidos mediante el método de *bootstrap*, que sería un estimado de la distribución estadística de la población original y su varianza. De este modo, los límites de confianza, dados al 95%, nos permiten considerar si las muestras analizadas forman parte de la población estimada. Este es una de las primeras veces que se aplica este índice para muestras de fósiles de vertebrados.

2. 7 Datos derivados.

A partir de una identificación taxonómica es posible derivar una serie de datos sobre propiedades biológicas, tales como la talla, peso, edad, hábitos alimentarios o bien detalles sobre su morfología, historia natural, distribución y ecología. La consideración de estos elementos permite generar interpretaciones sobre paleoambientes y tafonomía, o bien modificaciones a sus patrones de distribución. Estos métodos han tenido una gran aceptación para análisis de comunidades en contextos arqueológicos o paleontológicos y son mejor conocidos a partir de la formalización de Damuth (1992) por su denominación en inglés (*taxon-free*).

Para el análisis de avifaunas estos métodos son utilizados desde hace varias décadas a partir de la propuesta que hace Mourer-Chaviré (1975) y se han hecho

extensivos hasta la aplicación de métodos multivariantes. Para un resumen de sus modalidades en estudios paleornítricos, ventajas y desventajas, se puede consultar Hernández Carrasquilla (1995) y Sánchez-Marco (1996; 2005).

En este trabajo para las aves identificadas se obtuvieron los siguientes datos derivados: peso, hábitat; estacionalidad y afinidad zoogeográfica. La mayoría de los datos son de Howell y Webb (1995) y Sibley (2001).

El peso, como referencia del tamaño corporal, se obtuvo en gran parte de los datos en Sibley (2001); en el caso de pesos distintos debido a dimorfismo sexual se obtuvo un valor medio.

Para el hábitat, las aves identificadas se organizaron de acuerdo a su medio de vida (acuáticas/terrestres), y dentro de ellas se establecen categorías por hábitat:

1. Aves acuáticas: La división por tipo de humedales considera que los cuerpos de agua permanentes con más de dos metros de fondo se clasifican como profundos y con menos de eso, son superficiales (Cowardin *et al.*, 1979)
 - a. de aguas superficiales: terrenos inundables, pantanos,
 - b. de aguas profundas: lagos, lagunas
2. Aves terrestres:
 - a. de bosque abierto: principalmente de galería
 - b. de matorral-chaparral

Para la estacionalidad se establecieron dos categorías: Migratoria y Residente. La primera cuando el ave es un visitante sin poblaciones reproductoras. Las residentes son aquellas que pueden estar todo el año o tienen poblaciones reproductoras en algún momento del año, dentro del territorio de México.

Para la afinidad zoogeográfica se consideró la existencia de la zona neártica y neotropical, como se explica en el capítulo 7 (Zoogeografía). Para que pertenecieran a una u otra categoría se consideró que fuesen poblaciones residentes, de acuerdo con lo mencionado en el párrafo previo.

Dos categorías adicionales ubican a las aves en una localidad de acuerdo al tipo de depósito, como cultural o natural. Así, el primero se aplicó a aquellas donde se ha definido la presencia humana prehistórica, el resto se consideraban depósitos naturales.

Se consideró también el estado que guardaban las poblaciones de los taxones identificados, principalmente en dos categorías, que se definen a continuación: extinto, cuando no queda ningún representante vivo de la especie y, extirpado, cuando ha desaparecido de un área geográfica determinada, pero tiene representantes de la misma especie en otra área. A veces también se le denomina extinción local, o bien se le considera como un cambio en el rango de distribución de cierta especie (UICN, 2001; Infonatura, 2007).

2.8. Análisis de datos derivados.

Las investigaciones en paleobiología de los últimos años han explorado la necesidad de utilizar métodos más cuantitativos y analíticos que cualitativos. Sin embargo, el uso de métodos estadísticos es más bien limitado. Lo cierto es que las muestras paleobiológicas se encuentran afectadas por factores como el tiempo transcurrido, los procesos tafonómicos (transportación, sedimentación, bioturbación), así como los procesos diferenciales de preservación. Mismos que invalidan la aplicación de una serie de supuestos estadísticos, principalmente el que las muestras sean aleatorias. A menos que haya procesos que modifiquen drásticamente un yacimiento es posible considerar que la muestra será sesgada pero posible de analizar (Harper y Owen, 1999).

Las matrices que surgen de los registros paleontológicos suelen ser: escasas (con muchos valores perdidos), ruidosas (afectadas por decisiones de recuperación y de identificación), y redundantes (muchas muestras con similar composición taxonómica y taxones con distribución similar). Es decir, que en la interpretación paleoambiental deben tomarse en consideración estos factores limitantes (Hammer, 2002).

En los últimos años han surgido una serie de propuestas que consideran estos aspectos y establecen una serie de vertientes para este tipo de análisis, de tal forma que se puedan establecer patrones con base en la similitud o en la discriminación de factores, dando como resultado datos que pueden ser interpretados desde la perspectiva biogeográfica, de hábitat o tipos de depósito (Harper y Owen, 1999; Hammer, 2002).

a) Caracterizaciones por diversidad ecológica. Son diversos los intentos que se han hecho para reflejar una paleocomunidad a partir de los datos actuales (Ver Sánchez-Marco, 2005, para una breve síntesis). Alguno de los intentos más recientes para reformular el método y ganar en precisión son los que ha efectuado Sánchez-Marco (1996; 2005). Esta caracterización se basa en el hecho de que cada especie es propia sólo de uno o de unos cuantos hábitat, características fenológicas afinidades zoogeográficas, regiones de distribución, dependiendo de las categorías que se establezcan en cada rubro. Así para cada especie, la probabilidad de caracterizarlo con uno o varias categorías, siempre será igual a uno, es decir, si sólo se caracteriza con una categoría, entonces:

$$P(\text{spA}) = 1$$

Pero si la especie, se caracteriza con dos más categorías, se acepta en principio que es igualmente probable encontrarla en cualquiera de ellos, por tanto:

$$P(\text{spA cat1}) = P(\text{spA cat2}) = 0,5,$$

con lo cuál, la probabilidad se distribuye :

$$P(spA)= P(cat1) + P(cat 2) = 1$$

Por tanto, en esta caracterización se obtiene un resultado ponderado de la distribución probable de los taxones en la categoría de análisis que se haya establecido (hábitat, estacionalidad, afinidad, etc.), con lo que obtiene un patrón grafico (espectro), que también puede ser comparado con los obtenidos en otras localidades, sincrónicas o diacrónicas.

Una condición que se propone es que estas caracterizaciones debieran estar basadas en muestras con condiciones sedimentarias constantes y que sean suficientemente ricas para que reflejen mejor la estructura de una comunidad (Sánchez-Marco, 2005). Sin embargo, como se ha estado mencionado, estos supuestos son difíciles de cumplir en la mayoría de los datos paleobiológicos, por lo que su procesamiento siempre va a tener implícito que son modelos o hipótesis de trabajo.

Durante el procesamiento de datos y aplicando esta metodología, se determinó que ciertos patrones podrían ser repetitivos o similares en dos o más casos diferentes, dificultando la evaluación del predominio de alguno de ellos. Por tanto se decidió modificar el método pesando la probabilidad con los datos de la cuantificación por especie, sea el NR o el NMI. Finalmente, se optó por utilizar el NMI por ser un índice más conservador, que agregaba el peso para separar los valores entre categorías. Sin embargo, tampoco se descarta el posible uso del NR, dado que las pruebas de comparación mediante el estadístico de Kolmogorov-Smirnov no mostraron diferencias significativas en su aplicación (ver capítulo 6).

b) Análisis por dendrogramas. Este es un método de ordenamiento que busca formar grupos de taxones o de yacimientos basados en medidas de distancia, que pueden indicar similitud o disimilitud, que se expresan en una representación

jerárquica o dendrograma, mismos que se interpretan a partir de la hipótesis formulada. Existen dos variantes de este análisis, cuando se busca la relación entre taxones a través de muestras o yacimientos se denomina modo R y cuando se comparan otras variables ambientales, geográficas o morfológicas entre yacimientos o muestras se denomina modo Q. Este último es el que se aplica aquí en los diversos análisis.

Las medidas de distancia en los dendrogramas pueden ser diversas, van desde la más simple o euclidiana, hasta otras que utilizan variables continuas o discontinuas, o una combinación de ambas. En éste caso se decidió aplicar como medida de distancia el índice de Raup y Crick (1979), el cuál es un derivado del índice de Simpson que permite establecer la similitud entre yacimientos sobre la base de datos taxonómicos binarios, pero una de sus particularidades es que compara el número observado de taxones contra una distribución esperada construida por un método de réplicas aleatorias, denominado *bootstrap* y que sería un estimado de la distribución estadística de la población original y su varianza. De éste modo, se obtienen límites de confianza comúnmente dados al 95%, que nos permiten considerar si las muestras analizada forman parte de la población estimada (Harper y Owen, 1999; Hammer, 2002). Finalmente, para formar los grupos se consideró la distancia promedio entre todos los miembros de un par de grupos, conocido también como algoritmo UPGMA (*Unweighted Pair-Group Moving Average*), que es una de las más comunes. Los resultados se miden de cero (sin similitud) a uno (similitud total).

Todos estos índices y análisis multivariantes y estadísticos fueron calculados usando el programa PAST (*Palaeontological Statistics*), diseñado para el análisis paleobiológico (Hammer *et al.*, 2001; 2007)

c) Análisis de correspondencias. El propósito general de los métodos de ordenación multivariante es el de reducir la dimensión de los datos con el fin de interpretar las similitudes y las disimilitudes entre los individuos o taxones de

manera simple. En éste caso se construyen variables hipotéticas, denominadas eigenvectores y eigenvalores, en orden decreciente, contra los que los datos originales son graficados. En este método se maximiza la correspondencia entre los puntajes de las especies y los puntajes de las muestras o yacimientos.

El análisis de correspondencias encuentra los eigenvalores y los eigenvectores para una matriz que contiene las distancias de ji cuadrada entre todos los puntos. El eigenvalor se obtiene dada una medida de similitud, en este caso se utilizó la euclidiana. También se obtienen los porcentajes de similitud para esos componentes, así como la contribución de las variables que nos permiten explicar dicho modelo (Harper y Owen, 1999; Hammer, 2002; Hammer *et al.*, 2007).

2.9 Caracterización tafonómica.

Uno de los problemas que más ha atraído la atención en los yacimientos donde se recuperan huesos de ave es la cantidad y la proporción de piezas apendiculares que se hallan (Bovy, 2002; Livingston, 1989). Este hecho se ha intentado relacionar con los fenómenos que dieron origen al yacimiento, para ello se han formulado diversas explicaciones a este respecto, que se pueden agrupar en dos grandes causas: las culturales y las naturales. Entre las primeras se encuentra el consumo diferencial de restos, el uso para objetos, así como el aprovechamiento y transporte diferencial. En el segundo grupo se pueden encontrar causas como preservación diferencial debida a diferentes densidades del hueso, daño por carroñeros y carnívoros. Algunos autores señalan que otra categoría puede ser el sesgo del analista al seleccionar cierto tipo de restos.

Los dos primeros grupos se han sopesado al nivel experimental, encontrando algunas evidencias de que las causas que provocan este depósito y preservación diferencial son dependientes del tipo de yacimiento (Laroulandie, 2000). Aun cuando, lo cierto, es que todavía esta discusión no se considera resuelta.

En este caso se intenta establecer el origen de la acumulación mediante la afectación tafonómica de las muestras. Para ello se ha optado por aplicar uno de los perfiles esqueléticos más definido, como es el índice de Ericson (1987) que mide la supervivencia de partes esqueléticas, mediante una proporción porcentual de extremidades anteriores y posteriores, aplicando la fórmula:

$At = (EA / EA + EP) * 100$, donde:

At= Afectación tafonómica,

EA= Número de restos en extremidades anteriores (ulna + carpometacarpo + húmero).

EP= Número de restos en extremidades posteriores (fémur + tibiotarso + tarsometatarso).

El valor esperado es del 50%, lo que indica que EA=EP y por tanto se considera que no hay desviaciones, por agentes tafonómicos o por muestreo, que dieran como resultado una preservación diferencial de cualquiera de esos seis huesos. Un valor inferior al 50% indica que la muestra tiene desviaciones tafonómicas, que se interpretan de acuerdo al contexto.

3. BREVE RECAPITULACIÓN HISTÓRICA SOBRE EL ESTUDIO DE LAS AVES FÓSILES

La idea original de escribir un capítulo relativo a la historia de la paleornitología, surge a partir de las preguntas que generó la búsqueda y la posterior revisión de las fuentes originales, ya que por un lado, provocó a su vez la búsqueda de fuentes más antiguas; mientras que por otro lado, se podía observar la intermitencia con que se produce la información, la mitología que rodea algunas de las afirmaciones más comunes, las diferencias evidentes entre los trabajos publicados y que abarcan casi un siglo, ya sea porque algunas son altamente cuidadosas y trabajadas, mientras que otras son sólo menciones aisladas en trabajos más amplios. Es decir, que la revisión bibliográfica permitió evaluar la información tanto desde la perspectiva del registro paleontológico, como desde una perspectiva del desarrollo histórico del campo. En tal sentido la idea de este apartado es la de establecer una visión histórica de conjunto, para entender ese pasado en sus propios términos, en su contexto (Roger, 1980), de tal suerte que se convierta en una fuente para la elaboración de hipótesis sobre el estado actual de la paleornitología.

El tratamiento histórico de este campo tampoco ha sido abordado como tal, se tienen algunos recuentos de Europa (Sutherland, 1986; Mlikovský, 2002) o bien el de España (Sánchez Marco y Sastre, 2001). Por otra parte, cuando se aborda desde una perspectiva general, el descubrimiento de *Archaeopteryx* y sus repercusiones en el debate de la teoría evolutiva es el hito de donde se parte, lo que ha opacado los trabajos previos. Por tanto, la propuesta en este apartado es hacer una breve recapitulación de esos eventos históricos poco conocidos y que hacen manifiesto el desarrollo que han tenido los estudios de las aves en los contextos paleobiológicos.

3.1 Los orígenes de la anatomía comparada de las aves

Las aves son uno de los grupos que cuenta con una caracterización muy antigua y precisa, ya que Aristóteles en su *Historia Animalium* agrupaba a las aves agrupaba de acuerdo a las características básicas de clase taxonómica que

conocemos actualmente, entre ellas la capacidad de vuelo, el plumaje y el ser animales sanguíneos. Además, en esta obra se describen 204 aves que las divide en tres categorías: por su hábitat, su temperamento y sus lugares de alimentación. Las aves representan también el grupo mayoritario del total de la fauna incluida en su libro, lo que da una idea de la importancia que les atribuía este autor (García Gual, 1992; Corona-M., 2002a).

Posteriormente, la mayoría de los estudios de las aves se concentraron en la recopilación de información útil, tal y como se hacía también con las plantas y los otros grupos animales (Stresemann, 1976; Farber, 1982). Por su parte, si bien los estudios de disección humana y animal comienzan en el siglo XV, no fue hasta el siglo XVI cuando se da el auge por tener descripciones anatómicas precisas, las que por lo general apoyaban las teorías mecanicistas que explicaban el funcionamiento científico de los organismos, por lo que se intensifica su práctica. Se ha postulado recientemente, por los análisis de las publicaciones de la época, que el conocimiento anatómico se obtenía también mediante la práctica de la taxidermia que se utilizaba en diversas colecciones naturalistas, misma que alcanzó una extensión mayor de lo que se creía (Schulze-Hagen *et al.*, 2003).

Uno de los primeros estudios anatómicos de las aves es el efectuado por Leonardo de Vinci, quién buscó más allá de las comparaciones superficiales, para reconocer que tanto en los animales como en el hombre subyacía el mismo mecanismo de funcionamiento, afirmando también que “un ave es un instrumento producto de las leyes matemáticas y, dentro de las capacidades humanas es posible de reproducir” (Da Vinci, 1505), siendo estas las bases de sus experimentos aerodinámicos.

También el famoso libro ilustrado de Vesalio es una muestra de las explicaciones mecanicistas que se formulaban para entender el funcionamiento de las articulaciones y de los fluidos en el cuerpo. En ese contexto, uno de los anatomistas reconocidos por establecer los primeros patrones comparativos es

Fabrice d'Acquapendente, ya que introdujo el método de examinar paralelamente el mismo órgano del hombre con el de otros animales para ubicar similitudes y diferencias. Esto quedo reflejado en los más de trescientos grabados de su obra *Totius fabricae animalis theatrum*, donde se realizan comparaciones órgano a órgano (Premuda y Zanchin, 1997; Zanchin y Premuda, 1997).

Esta novedosa práctica marcó una tendencia en el desarrollo de la anatomía comparada y fue influencia directa para la elaboración de la obra de Pierre Belon (1555) donde se aplica este método por vez primera para el estudio de las aves. Es en el capítulo XII de dicha obra donde se observa una descripción detallada de la osteología aviana, acompañada de una famosa ilustración que compara los esqueletos de un ave y del hombre, señalando aquellos elementos que ahora denominaríamos homólogos (Figura 3.1). Esta influencia se expresó también en la clasificación de las aves que elaboraron John Ray y Francis Willoughby en el siglo XVII (*Ornithologiae* 1676, 1678) la cual está basada en el análisis de estructuras corporales (Stresseman, 1976; Haffer, 2007).

Es en el siglo XIX cuando la anatomía comparada toma un carácter centralizador en la sistemática, pues el naturalista francés Georges Cuvier adopta esta disciplina como el elemento base para la clasificación de los organismos, de acuerdo con los cuatro planes estructurales que postula. Con ello, también puso las bases para definir las relaciones intra e intergrupales, que pasarían a ser interpretadas en términos temporales, primero, y evolutivas, después (López Piñero, 1992; Bowler, 1996, 1998; Young, 1998; Buffetatur, 2002; Gould, 2004).

Es esta la verdadera importancia del trabajo de Cuvier y no sólo el considerarlo como el “refundador de la anatomía comparada”, ya que como él mismo reconoce, no inventó ni el nombre ni la disciplina (Pellegrin, 1992; Buffetaut, 2002), sino que retoma términos establecidos por Nehemiah Grew en el siglo XVII con sus escritos *The comparative anatomy of trunks* (1675) y *Comparative anatomy of stomachs* (1681) (Delaporte, 1982; LeFanu, 1990).

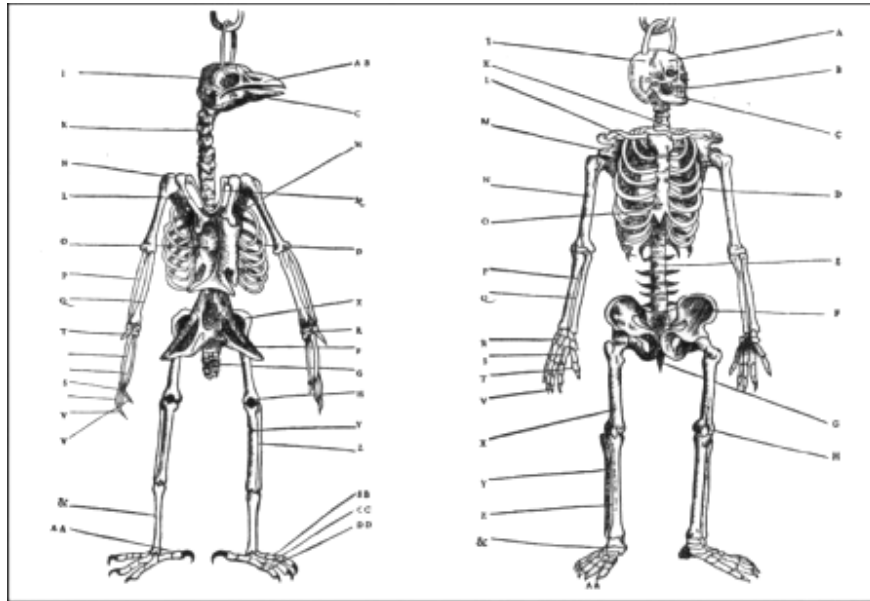


Figura 3.1. Comparación del esqueleto humano y el de un ave como se ilustra en el libro de Pierre Belon (1555).

Adicionalmente, el mismo Cuvier reconoce otras obras que lo influyeron como anatomista, entre ellas destaca las de Marco Aurelio Severino (*Zootomia democritaea, idest, Anatome generalis totius animantium opificii*, 1645), a la que señala como la primera obra dedicada exclusivamente a la anatomía comparada; así como las de Felix Vicq d'Azyr (*Traité d'anatomie et de physiologie avec des planches coloriées représentant au naturel les divers organes de l'Homme et des Animaux*, 1786) y la de Fabrici d'Acquapendente. De esta última destaca que su método comparativo es muy luminoso para evidenciar y entender las relaciones anatómicas entre los organismos (Cuvier, 1841; López Piñero, 1992; Premuda, y Zanchin, 1997; Zanchin y Premuda; 1997).

3. 2 Cuvier y los orígenes de los estudios paleornitológicos

Es ya común que las historias sobre los orígenes de los estudios paleornitológicos se detengan largamente en el debate que generó el descubrimiento de

Archaeopteryx (p. ej: Buffetatut, 1985; Bowler, 1996; Sanz, 1999; Chamber, 2002), sin demérito de ello, hay dos aspectos del trabajo de Cuvier poco conocidos y de gran interés para este tema, pues ilustran el papel decisivo que juega la anatomía comparada como la base del método para identificar los restos biológicos, independientemente de si el contexto es arqueozoológico o paleontológico. La Influencia de éste método es vigente hasta la época actual (Coleman, 1964; Theunissen, 1986).

Cabe destacar que incluso para el debate sobre los orígenes de la arqueozoología, el trabajo de Cuvier pone en duda las afirmaciones que remiten los antecedentes más lejanos de esa disciplina a mediados del siglo XIX con los estudios del veterinario suizo Ludwig Rütimeyer (p. ej: Reitz y Wing, 1999; Bernis, 2001), pues en todo caso medio siglo antes ya Cuvier se encontraba trabajando en el tema.

El primer aspecto se refiere al estudio de las momias de Ibis recuperadas en Egipto (Cuvier, 1800). Este trabajo ha sido citado sobre todo para ilustrar el fuerte debate que mantuvieron Cuvier y Lamarck sobre los cambios de los organismos en el tiempo, ya que la conclusión del primero es que las momias eran prácticamente idénticas a las actuales, con lo cual refutaba el argumento de las transformaciones postulado por Lamarck (Coleman, 1964; Young, 1998; Buffetatut, 2002).

Sin embargo, para esta discusión lo más relevante es el método de análisis aplicado. En ese estudio acude a diversas fuentes para demostrar sus argumentos, para lo que efectúa una revisión tanto de los ejemplares existentes en las colecciones del Museo de Historia Natural de Paris, como de aquellos que han sido publicados. Con esa base obtiene datos sobre diferentes medidas corporales, además de recopilar información de campo y aquella proveniente de fuentes históricas, incluyendo representaciones pictóricas y textos egipcios antiguos. Dentro de las prácticas de los naturalistas, esta es radicalmente distinta

de la labor compilatoria y enciclopédica aplicada en otros textos naturalistas comunes a la época, como por ejemplo la *Historia Animalium* de Konrad Gesner. En este caso, Cuvier orienta su trabajo a reunir una serie de evidencias para resolver un problema.

La revisión de los ejemplares y su identificación biológica son elementos claves que subyacen en su argumentación, al considerar que la gran mayoría de las identificaciones tanto en ejemplares de museo, como en momias, son erróneas, observa que bajo el nombre de Ibis egipcio se habían identificado garzas, cigüeñas, zarapitos, u otras aves acuáticas similares. Cabe destacar que varias de estas identificaciones habían sido realizadas por destacados naturalistas como Belon, Linneo y Bufón, entre otros. Su conclusión es que la especie del Ibis egipcio no pertenecía al género *Tantalus*, que es donde se ubicaba, sino al *Numenius*, pero además postuló a *N. ibis* como una especie nueva, por lo que veía la necesidad de revisar el *Systema Naturae* para incorporar sus argumentos (Cuvier, 1800).

Sin embargo, el tiempo tampoco le daría la razón total con su identificación. En descargo de él, y de los demás naturalistas, se puede decir que la taxonomía de las aves acuáticas tiene una historia larga y compleja, desde que Linneo (1758) agrupó a las aves vadeadoras en el Orden Grallae, junto con los avestruces y las avutardas. De tal suerte que el género *Numenius* fue posteriormente agrupado con los escolopácidos; por lo que Lacépède, encargado de continuar con la obra de Lineo, en una posterior revisión del *Systema Naturae*, nominó el género *Ibis*, donde finalmente quedó incorporada la especie propuesta por Cuvier. Más adelante, este género fue reagrupado con los tresquiornítidos, grupo cercano a las cigüeñas, una revisión más detallada sobre estos reordenamientos taxonómicos puede consultarse en Sibley y Ahlquist (1990). Finalmente, debe anotarse que donde se reconocía una especie, actualmente se reconocen dos: el Ibis hadada (*Bostrychia hagedash*) y el Ibis sagrado (*Threskiornis aethiopicus*), esta última extirpada de las riberas del Nilo desde hace un siglo (Matheu y del Hoyo, 1992),

aunque en fechas recientes se considera que es una especie invasora en Europa (Yésou y Clergeau, 2005).

Otro ejercicio interesante, fue el que efectuó con la identificación de los restos de aves obtenidos en las excavaciones de la Cuenca de París, a los que denominó ornitolitos y que forma parte de las denominadas Investigaciones sobre huesos fósiles de cuadrúpedos (Cuvier, 1812; Theunissen, 1986). En este trabajo, primero muestra que la mayoría de los informes publicados previamente se referían a huesos de peces, mamíferos e incluso conchas; mientras que otros por sus descripciones o ilustraciones eran muy dudosos para ser aceptados como referencia. Entre los elementos que descarta para su análisis por que no observa rasgos diagnósticos, se encuentran las impresiones de pluma, los huevos, los nidos y, otra serie de elementos que considera son producto de la imaginación. En ese trabajo también descarta los restos que el naturalista alemán Blumenbach identifica como de un ave acuática palmípeda. En fechas recientes estos materiales han sido reestudiados y atribuidos a un pterosaurio (Taquet y Padian, 2004).

Con base en ello, considera que los restos recuperados en la Cuenca de París son los que mejor representan a las aves fósiles, y de los que él ya había comenzado a hacer publicaciones parciales, mismos que reúne en la memoria aquí discutida. Su método de identificación se basa en los rasgos distintivos de los huesos de las extremidades, principalmente tarsometatarso, tibia, fémur húmero, radio, así como de la escápula, y del cráneo, de donde utiliza el pico. A partir de ello establece la presencia de al menos nueve especies distintas, aun cuando no las asigna a especies recientes y prefiere asociarlas a una escala ordinal de tamaño o bien asociarlas a morfotipos, tales como raptoras, codornices, cormoranes, patos y canoras, entre otros.

Cuvier explica estos resultados de acuerdo con su método. Para él existía una estrecha relación entre todas las partes, por lo que la identificación de una parte

podía derivar en la de todo el organismo (Coleman, 1964; Theunissen, 1986). Si bien postulaba que esta relación se daba entre el pico y el resto del esqueleto, encontró que las deformaciones ocasionadas durante el depósito le impedían realizar una identificación precisa. También encuentra que las diferencias osteológicas entre las especies, e incluso al nivel de género, pueden ser imperceptibles. Sin embargo, tampoco consideraba imposible llegar a una identificación precisa (Cuvier, 1812). Actualmente, el tema de los alcances en la identificación de restos de aves se sigue discutiendo (p. ej: Morales, 1993; Stewart, 2002).

3. 3 Rastreando los primeros pasos de la paleornitología

Dado el interés por los hallazgos de diversos organismos fósiles, principalmente mamíferos y reptiles, comenzaron a aparecer los registros de aves fósiles. Se ha referido que el más antiguo es el *Larus toliapicus* del Eoceno de Inglaterra publicado por el naturalista alemán Carl Dietrich Eberhard Köning, en un año que no ha podido corroborarse, pues algunos autores lo ubican en 1825 y otros en 1836 (Brodkorb, 1971; Mlikovský, 2002). Otros reportes, alrededor de la década de 1840, señalan la presencia de avifaunas triásicas en Norteamérica, aunque la mayoría son dudosas pues están basadas en huellas (Brodkorb, 1971). Mientras que en Europa se tenían registros del Mioceno de Suiza, del Eoceno de Francia e Inglaterra así como del Cuaternario de este último país. (Mlikovský, 2002).

Estos elementos nos indican que había un cierto interés en ampliar el registro fósil de las aves, siendo este el contexto que permitió difundir el descubrimiento de la impresión de una pluma de *Archaeopteryx* en 1861, así como su posterior revaloración y discusión a partir de 1868. Lo demás es una historia ampliamente conocida y documentada (p. ej: Buffetaut, 1985, 1992; Bowler, 1996; Sanz, 1999; Chamber, 2002).

En tanto, la importancia del trabajo anatómico comparado en aves continuó fructificando, como se puede observar en la diversidad de publicaciones, principalmente osteológicas, entre los que se pueden señalar los trabajos de Kessler (1841), Eytton (1867) así como los suplementos que publicó entre 1869 y 1875, Gegenbaur, (1863, 1864), Martín (1874) y Huxley (1859;1867). En Norteamérica destacan los trabajos de Coues (1866, 1872) y Morse (1871, 1872, 1880) y ya a fines del siglo XIX e inicios del XX, el impresionante trabajo de Shufeldt quien realizó más de 100 trabajos sobre osteología de diversos grupos de aves entre 1881 y 1922 (ver bibliografía en Lambrecht, 1935), siendo uno de los más amplios el que efectuó sobre patos, galliformes y águilas (Shufeldt, 1909).

Cabe destacar que la relación entre el hombre y la fauna, explorada someramente por Cuvier, fue efectivamente retomada con los trabajos de Bouches de Perthes (Cohen y Hublin, 1989), Prestwich (1894) y Rütimeyer (1862). Pero, donde quedan sintetizados los esfuerzos efectuados por arqueólogos, prehistoriadores y paleontólogos por entender las relaciones entre animales recientes y extintos con el hombre, es en el texto de Lyell (1863). En ese libro, cuya temática principal son las diferencias entre los restos humanos y la determinación de la antigüedad de los yacimientos, también se abordan aspectos como los restos de fauna encontrados, incluidos las aves, así como notas que discuten la domesticación, el uso de los animales como alimento, utensilio o representación, así como algunas problemáticas relacionadas con la deposición y la supervivencia de los materiales óseos, es decir lo que ahora diríamos es tafonomía. Es muy probable que este libro de Lyell, por sus características enciclopédicas, sea uno de los mejores resúmenes sobre los primeros esfuerzos que se hicieron en ambos lados del Atlántico dentro del campo de la Prehistoria; de donde se origina, en parte, la arqueozoología.

En el campo de la paleontología son varias las obras donde se sintetiza el creciente interés en la identificación de restos de aves, aunque un tanto escaso comparado con otros grupos de vertebrados. Una de las primeras es la de Richard

Owen (1846), otra que es altamente reconocido por la calidad de sus ilustraciones es la de Alphonse Milne-Edwards (1868) y el de Richard Lyddeker (1891) con los ejemplares del Museo Británico, mientras que para Norteamérica está el breve listado proporcionado por Elliot Coues (1872).

Posteriormente, el más completo durante mucho tiempo fue el que elaboró Kalmán Lambrecht (1933). En esta obra se establece una detallada osteología, una relación de los museos donde se encuentran los ejemplares, así como las principales colecciones osteológicas modernas. Además de una sección sistemática donde se registran originalmente 691 especies, de las que 276 son europeas y 179 son norteamericanas, el resto son de otros países. Esta obra es considerada una de las principales aportaciones a la paleornitología (Wetmore, 1934). Posteriormente hace una serie de adiciones, que con las revisiones nomenclaturales elevan el número de especies fósiles conocidas a 787 (Wetmore, 1952, 1955).

En Norteamérica, a partir de la década de los 40 del siglo XX se observa un crecimiento sostenido del campo, pues hay más de 50 localidades reportadas, en tanto que de Europa apenas se conocen 19. De ellas, el registro del Cretácico es muy escaso, el del Eoceno y Oligoceno es algo mayor, creciendo para el Mioceno, Plioceno y Pleistoceno. Curiosamente en ese mismo período, el conocimiento de aves en sitios prehistóricos sólo alcanza siete nuevos registros (Wetmore, 1952).

Como consecuencia natural, los principales listados publicados posteriormente son el de Wetmore (1956) y Becker (1987) con información de Norteamérica, mientras que la serie publicada por Brodkorb (1963, 1964, 1967, 1971, 1978), así como las obras de Olson (1985) y de Feduccia (1999) son más globales, aunque predomina la información americana.

El interés en Europa se ha renovado también. Desde el influyente trabajo de Mourier-Chauviré (1975), se han hecho diversos intentos de resumir la

información, entre ellos el más global es el de Tyrberg (1998), para la región Mediterránea: Weesie (1988), Sánchez Marco (1996, 1999, 2004), Seguí (1999) y Pavia (2000), y para Europa Central: Bochenski (1997), Boev (2002) y Gál (2002). Recientemente se ha publicado un catálogo más para las aves de Europa (Mlíkovský, 2002), pero cuyo contenido ha sido cuestionado por las erratas y cambios sistemáticos injustificados (ver Mourier-Chauviré, 2004).

En cuanto a la diversidad de aves registradas en las localidades paleontológicas, hace tres décadas se había estimado que, con la excepción de Rancho La Brea donde se han identificado más de 130 especies, existían sólo una docena de sitios con cerca de 50 especies identificadas en cada uno de ellos (Brodkorb, 1971). Esta tendencia se mantiene, como puede corroborarse con una simple inspección visual al catálogo de Tyrberg (1998). Igualmente, en cuanto a los períodos, las aves cretácicas son ahora un grupo que se está estudiando de manera intensa (Chiappe y Dyke, 2002), al igual que las aves del Plioceno-Pleistoceno, como las referencias arriba citadas indican.

3. 4 Importancia actual de los estudios paleornitológicos

Una de las principales vertientes en el estudio de las aves fósiles es la comprensión de las adaptaciones anatómicas particulares de este grupo que le han permitido dominar el aire, como son la fusión de los huesos craneales; los huesos largos, delgados y con bolsas de aire, la fusión de vértebras en el pigostilo, la conformación del esternón y de las extremidades anteriores (Chiappe, 1995; Sanz, 1999).

En los últimos años la investigación sobre las aves fósiles hoy vive una creciente ola de interés en diversas regiones del mundo. Así, en los últimos 20 años se han descubierto y descrito más de 70 géneros de aves mesozoicas en todos los continentes, que supera con mucho los taxones descritos en las dos centurias previas (Chiappe y Dyke, 2002; Dyke y van Tuinen, 2004; Fountaine *et al.*, 2005).

Estos ejemplares, varios de ellos completos, han permitido conocer características anatómicas claves para desentrañar los estados evolutivos tempranos y aportar elementos para entender la posterior radiación en las aves modernas. Otros temas han sido objeto de investigación y debate, como por ejemplo, la monofilia del clado y si el grupo ancestral fue tecodonto o terópodo (Sanz, 1999; Prum, 2002; Feduccia, 2002; Zhou, 2004); la homología de los dedos en aves y reptiles (Dahn y Fallon, 2000; Galis *et al.*, 2003; Feduccia, 2003; Vargas y Fallon, 2005), así como temas relativos al origen y la evolución tanto del vuelo como de las plumas (Gauthier y Gall, 2001; Bostwick y Brady, 2002).

Un debate también importante es el de la cronología de los patrones de diversificación en los clados actuales, principalmente por que se muestran conflictos entre la evidencias fósil, molecular y morfológica. En este caso el tema a debate es si las aves tenían ya una gran diversidad antes del evento del Cretácico-Terciario (ver por ejemplo Cooper y Penny, 1997; Barker *et al.*, 2004; Dyke y van Tuinen, 2004; Clarke *et al.*, 2005; Dyke *et al.*, 2007).

Algunos de estos resultados, ya se han visto reflejados en cambios dentro de la sistemática comúnmente aceptada de las aves, por ejemplo, los galliformes y los anseriformes ocupan ahora posiciones iniciales en los listados, como una expresión de que son clados basales, tema que, cabe destacar, comenzó a discutirse a partir de la evidencia osteológica (Ericson, 1996; A.O.U. 1998, 2000; Cracraft *et al.*, 2004).

En el campo de la Arqueozoología los restos paleorníticos facilitan información para el estudio de las relaciones que el hombre ha establecido con las aves, ya que además de ser un componente de la dieta, han servido para su uso como materia prima en la elaboración de herramientas cotidianas, materiales simbólicos o incluso, atribuyéndole ciertas propiedades medicinales (Serjeanston, 1997; Corona-M., 2002a). De ello han derivado, aspectos como el impacto de las actividades humanas, principalmente en la sobreexplotación y extinción de

recursos (p. ej: Olson y James; 1982; Duncan *et al.*, 2002; Steadman y Martín, 2003; Blackburn *et al.*, 2004; Broughton, 2004) o su papel como indicador ambiental (p. ej: Hernández, 1995; Sánchez Marco, 1999, 2004). También se encuentran aspectos sobre el cautiverio y la domesticación, invasión e introducción de especies, diversos aspectos sobre identificación y tafonomía.

Dentro de esta intensa actividad la mayoría de los especialistas en el campo de la paleobiología de aves, independientemente de su campo de trabajo original, han encontrado espacios comunes de discusión en el *Bird Working Group* del *International Council of Archaeozoology* o en la *Society of Avian Paleontology and Evolution*. Ello también ha permitido producir literatura especializada como producto de sus reuniones (Mourer-Cauviré, 1987; Campbell; 1992; Morales y Roselló, 1993; Peters, 1995; Serjeantson, 1997, Olson, 1999; Bochenzki *et al.*, 2001; Zhou y Zhang, 2002; Grupe y Peters, 2005). Sin embargo, mucha otra se sigue encontrando dispersa en revistas, locales o internacionales, de arqueología, biología, geología y paleontología, o de alguna de sus disciplinas.

Lo cierto es que hoy el estudio de las aves recurre diversas unidades de análisis que van del gene al resto óseo y a la paleocomunidad, y pueden ser estudiados desde diversos campos científicos, como la biología molecular, la geología, la biogeografía y la antropología, entre otras. Todo ello potenciado por un creciente uso de la informática en terrenos como la morfometría, las bases de datos y la reunión de colecciones científicas en espacios virtuales. Pero independientemente de esta actividad transdisciplinar, subyace todavía el método de la anatomía comparada cuyo valor se ha amplificado a la luz del paradigma evolutivo. Es esta combinación la que permite suponer que en el futuro inmediato habrá nuevas y mejores oportunidades para integrar el conocimiento actual y pasado de las aves.

3. 5 Situación en México

Si bien se plantea que la paleontología de vertebrados tiene alrededor de 200 años de existir como un campo científico en México; lo cierto es que hasta mediados del siglo XIX no comienzan los primeros intentos de desarrollar y difundir los estudios naturalistas a través de entidades profesionales, aunque no especializadas. Situación que se ve reflejada también en la ornitología y, en general la zoología (Corona-M, 2002 a, b).

Desde la promulgación de la Independencia en 1821, el tránsito de viajeros y naturalistas extranjeros se había incrementado poco a poco, con la intención de reconocer las riquezas naturales del país. Un vector de este interés lo crearon los resultados de las exploraciones de Alejandro von Humboldt. Entre 1838 y 1840 se publican los trabajos donde se dan a conocer restos de mamutes, de mastodontes y, de nuestro interés son los registros de huellas de aves, colectados durante su visita (Degenhardt, 1840), que es la publicación más antigua sobre el tema, pero de los que se desconoce la ubicación actual del material estudiado y de la localidad referida. El siguiente reporte más antiguo lo constituye el estudio de Edward D. Cope (1896) sobre los restos de fauna cuaternaria recuperada en las cuevas de Yucatán, como parte de las investigaciones sobre el hombre temprano en América.

Con la creación de instituciones científicas locales, tales como el Museo Nacional (1825) y la Sociedad Mexicana de Historia Natural (1868), se genera una producción naturalista importante, expresada en diversas publicaciones, pero principalmente en la Revista "La Naturaleza". Esas tres instituciones, son las que tuvieron mayor influencia y arraigo en la transición de los estudios naturalistas al desarrollo de las disciplinas biológicas. También son el centro donde se desarrollan los vínculos con los principales centros naturalistas y con paleontólogos contemporáneos de Europa y América, como Richard Owen y Edward D. Cope, por mencionar algunos.

En el caso de la paleontología, como era de esperarse, la gran mayoría de los trabajos que se publicaron fueron principalmente sobre mamíferos. Para ilustrar esta asimetría baste señalar que en el período comprendido entre los años 1840 y 1915 se registraron cerca 150 vertebrados fósiles, es decir, un promedio de dos registros por año (Corona-M, 2002b). Mientras que en el período que va de 1840 a 1939 sólo se registran dos taxones de aves fósiles. Esta asimetría en el registro se encuentra también en los principales catálogos de vertebrados fósiles que se publican (Villada, 1897, Maldonado-Koerdell. 1948; Silva-Bárcena, 1969).

En la Figura 3. 2, se observa el ritmo que han seguido los estudios de aves fósiles en localidades mexicanas. Por tanto, es posible afirmar que casi desde la segunda mitad del siglo XX se inicia una etapa de estudios sistemáticos de las aves fósiles. Este despegue se debe en gran parte a las investigaciones dirigidas por Chester Stock en la Cueva de San Josecito, Nuevo León, donde los restos de aves fueron analizados por Loye Miller.

Años	Publicaciones	Registros
*1840-1939	2	3
1940-1949	5	46
1950-1959	3	22
1960-1969	6	43
1970-1979	5	28
1980-1989	9	63
1990-1999	8	19
*2000-2005	3	26

Figura 3.2. Ritmo de producción de la investigación paleornitológica en México. Basado en el número de publicaciones y registros por cada década, excepto las filas con (*), que representan períodos de distinto tamaño para sintetizar.

Uno de los resultados es el interés que se genera en los especialistas norteamericanos por la región, por lo que se estudian materiales colectados o enviados por las expediciones organizadas por instituciones como *Los Angeles County Museum* y el *Florida Natural History Museum*, principalmente. Entre ellos,

se pueden destacar los trabajos de Alexander Wetmore, Hildegarde Howard, Pierce Brodkorb, Richard Storer, Allan R. Phillips, Joel Cracraft, Amadeo M. Rea, Kenneth Campbell y David W. Steadman, quienes también entablan relaciones con los investigadores del Instituto Nacional de Antropología e Historia (INAH) y de la Universidad Nacional Autónoma de México, colaborando en la exploración y estudio de algunos de los yacimientos cuaternarios y prehistóricos más importantes de México, como por ejemplo: Chapala, Tequixquiac, Tepexpan y Tlapacoya.

Se ha planteado que uno de los problemas principales de este campo es la falta de especialistas, pero ello puede estar causado por ser un campo nuevo en el país. Por tanto, es de esperarse un mayor desarrollo, como lo demuestran los trabajos que se desarrollan en instituciones como el Museo del Desierto en Coahuila y en la Universidad Autónoma de Baja California. Su interés principal ha sido en los registros avianos del Cretácico y del Terciario temprano, lo que puede desembocar en la consolidación de grupos de trabajo que desarrollen contribuciones sistemáticas en este campo. Cabe hacer notar que la relación completa de los trabajos y localidades aquí señaladas se encuentran más adelante en el tratado sistemático.

Por la parte del estudio de los restos arqueozoológicos, entre ellos los de aves, este se ha desarrollado de manera principal en el INAH, a partir de la fundación en 1963 del Laboratorio de Paleozoología, actualmente de Arqueozoología. Sus líneas de trabajo principales han sido por un lado la identificación faunística, principalmente de moluscos y vertebrados, provenientes de contextos arqueológicos; y, por otro lado, la conservación y estudio de ejemplares provenientes de sedimentos del Pleistoceno Tardío (Álvarez, 1967). Además de la conformación de una colección osteológica, que es prácticamente la mayor en su género en el país (Arroyo-Cabrales y Polaco, 1992). Los principales resultados de esta labor se han resumido por Álvarez y Ocaña (1999), donde se muestra que la mayor cantidad de aves identificadas proviene de las ofrendas del Templo Mayor.

3. 6 Consideraciones

En resumen, en este apretado recuento se puede observar que el interés en identificar aves de contextos paleobiológicos es relativamente reciente. Este puede rastrearse a inicios del siglo XIX, con los trabajos de George Cuvier. Lo que en Europa y Norteamérica dio paso a un auge por la investigación anatómica, a la investigación de la antigüedad de las aves, y posteriormente, a sus relaciones evolutivas, aspecto que sigue siendo un tema de gran vigencia. Un tema secundario, lo fue el de analizar las relaciones pretéritas entre el hombre y la fauna.

En México, a pesar de que la paleontología tiene cerca de 200 años de actividad, hay un escaso interés por las aves fósiles, de hecho, la investigación sistemática sobre aves fósiles se concentra en el Cuaternario e inicia apenas a mediados del siglo pasado, seguidos dos décadas después por el estudio de restos arqueozoológicos. Son varios los factores que pudieran estar influyendo, y señalaré algunos de ellos como hipótesis que deben investigarse en el futuro inmediato. Uno, es la falta de una tradición dentro de la anatomía comparada, a diferencia de Francia, Inglaterra y Estados Unidos. En México, esta fue y ha sido una disciplina poco desarrollada, lo que se expresa en una falta de colecciones comparadas. Baste señalar que la más importante a nivel nacional es la que posee el Instituto Nacional de Antropología e Historia, iniciada en 1963.

Otro elemento es que los estudios neontológicos de aves se concentran más en aspectos de ecología, comportamiento y distribuciones locales y regionales, amén de que los grupos de trabajo son igualmente escasos, comparados con la magnitud de aves que hay en el país. Finalmente, se encuentra el problema de las técnicas de recuperación y el atractivo que representan otros grupos de fauna fósil.

El surgimiento reciente de nuevos grupos de investigación indica que éste puede ser un campo de potencial importancia para la investigación paleontológica.

Este resumen, muestra la necesidad de profundizar en una investigación más detallada desde la perspectiva de la historia de la ciencia, sobre los orígenes de los estudios en éste campo, no sólo por un placer erudito, sino para ofrecer explicaciones sobre el surgimiento y las perspectivas del mismo.

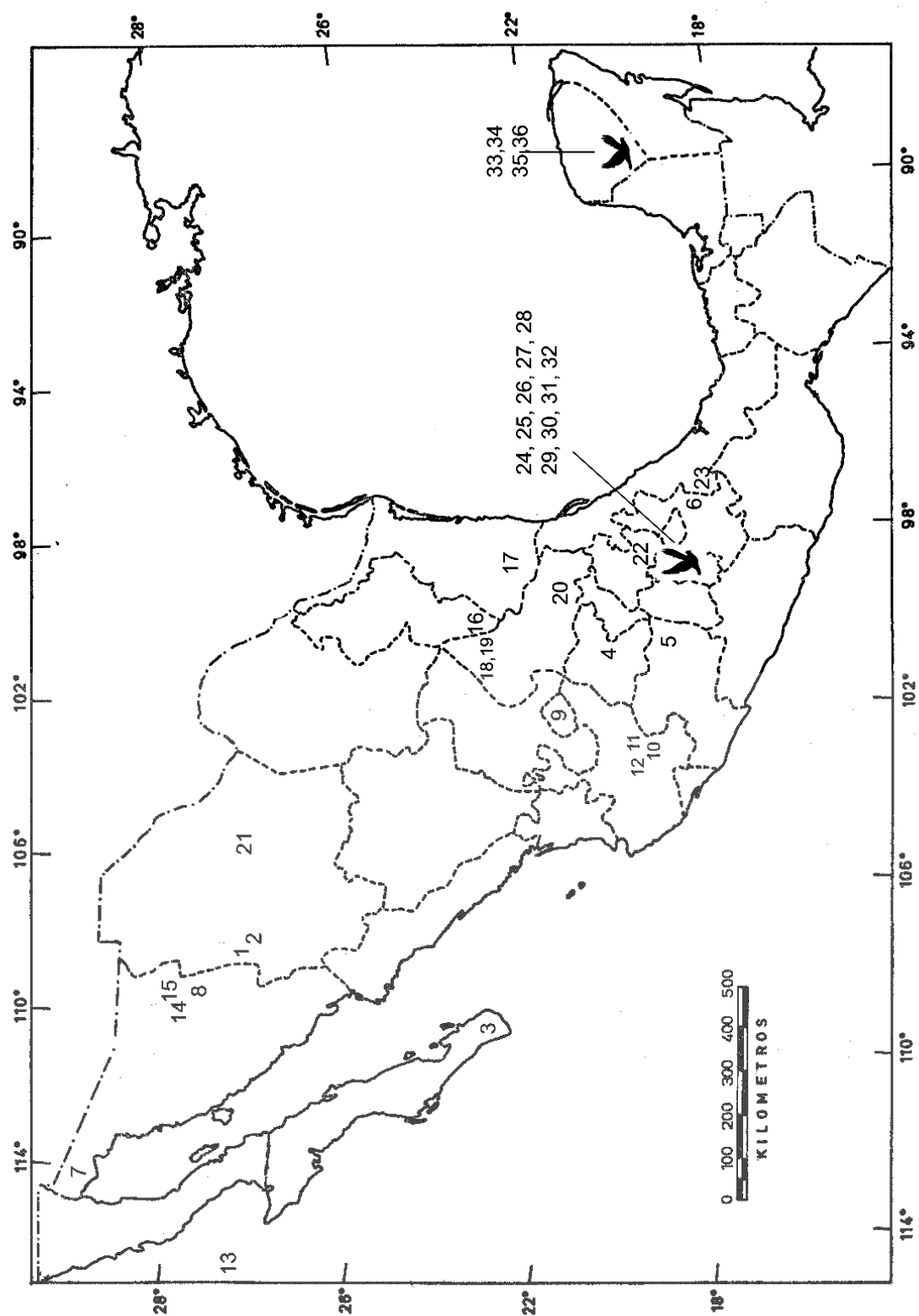
4. CATALOGO DE LOCALIDADES

Aquí se presenta un resumen de las 36 localidades en 17 Estados del país donde se han reportado restos de aves para el Cenozoico tardío hasta el 2005 (Figura 4.1) y, además, se ubican de acuerdo con la información disponible al sistema de edades de mamíferos terrestres norteamericanos (NALMA) (Figura 4.2). De ellas el autor ha estudiado principalmente las que se ubican en el Estado de San Luis Potosí (El Cedral, La Presita, Laguna de la Media Luna), en la Cuenca de México (Tocuila, Tepexpan, Peñón de los Baños) y en Puebla (Tepexí de Rodríguez).

La intención es buscar en el futuro inmediato un piso común de análisis y correlación con otros grupos biológicos, y con otras localidades en el continente. Es previsible que en el futuro se puedan detallar algunos aspectos del análisis, como la secuencia temporal de este grupo. El orden del listado como el arreglo en el mapa combinan los criterios cronológicos con el geográfico.

4.1 Localidades del Cenozoico tardío en México

Mioceno tardío a Plioceno medio. Área Yepómera, Chihuahua. Tanto la localidad de Yepómera como la de Miñaca, por su cercanía geográfica y temporal pueden considerarse como un conjunto (Lance, 1950). Aun cuando Yepómera es la más estudiada de ellas. Esta es una localidad con depósitos fluviales bien conocida y con mucho trabajo desde 1934. Es una zona de sedimentos de arcillas y arenas tobáceas y calcáreas de grano fino en las márgenes de Río Papigóchic, que se localiza de manera aproximada a 200 km. La fauna se ha colectado de diversos puntos que se consideran asociados estratigráficamente, entre los mamíferos recuperados destacan los caballos, camélidos y proboscídeos, además de microfauna, por la que se consideró de una edad Henfiliana, mientras que las dataciones obtenidas la ubican entre 4,62 y 4.8 Ma (Bergreen *et al.*, 1995). Por tanto es una localidad que se ubica en la transición del Henfiliano al Blancano (Miller y Carranza-Castañeda, 2002; Bell *et al.*, 2004 y ver figura 2.1, de este trabajo).



. Figura 4.1. Ubicación aproximada de las localidades del Cenozoico tardío en México. Los símbolos agrupan a varias localidades. La numeración corresponde a la del catálogo.

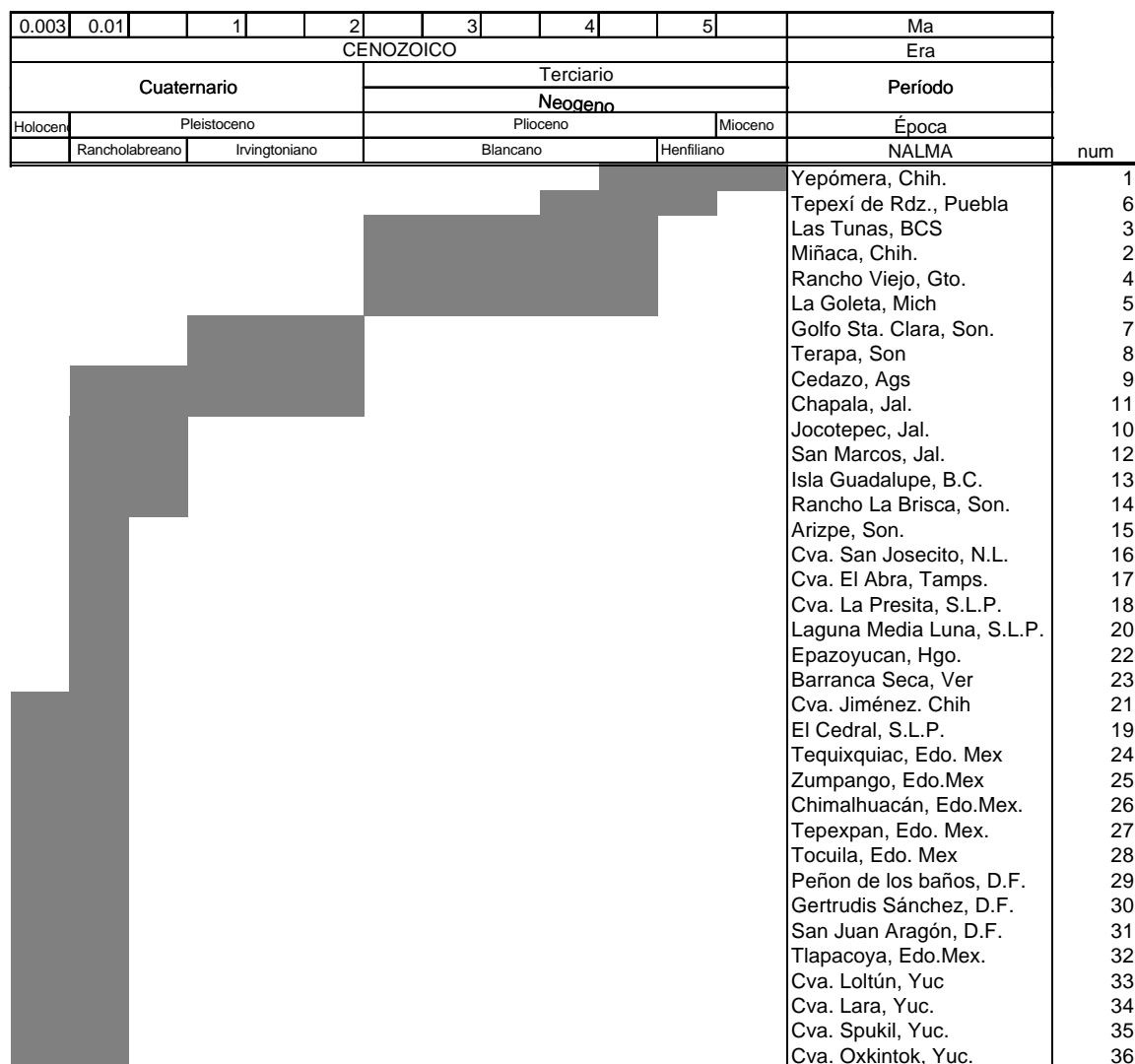


Figura 4.2. Ordenamiento cronológico de las localidades con aves fósiles del Cenozoico tardío en México. En la última columna indica el número que tienen en el listado y en la figura 4.1.

Por la gran similitud taxonómica de los ungulados, Yepómera se asocia con localidades que se hallan en el sur de las Grandes Planicies del occidente de Texas a la Planicie de Chihuahua-Coahuila, además de localidades ubicadas tanto en el Cinturón Volcánico Transversal, como en América Central, lo que sugiere una amplia similitud ambiental durante entre Mioceno tardío y hasta el

Plioceno medio (Miller y Carranza-Castañeda, 2002; Bell *et al.*, 2004).

Las aves son principalmente acuáticas, tanto extintas como extirpadas, así como un sinsonte (Mimidae), recuperadas en sedimentos del Blancano (Becker, 1987). El ambiente que representan es fluvial. En el área de Yepómera se encuentran tres localidades de recuperación de materiales avianos: Arroyo de las Barrancas Blancas, Arroyo de los Paños y Arroyo de los Burros (Howard, 1966), de esta última posteriormente se recuperaron materiales identificados como de un mímido (Steadman y Mckitrick, 1982). Los materiales se encuentran depositados en *Los Angeles County Museum*.

2. Plioceno, Miñaca, Chihuahua. Esta localidad ubicada en el lado sur del Valle de Yepómera y cercana al poblado del mismo nombre (28° 26' N, 107° 26' W) es también un depósito fluvial. Sus capas contienen una fauna de mamíferos que representan una etapa pliocénica más reciente que la reportada para Yepómera. Se han recuperado restos de aves, pero no se han estudiado (Lance, 1950; Lindsay, 1984).

3. Plioceno temprano - medio, Las Tunas, Baja California Sur. Esta localidad se encuentra 14 km al noreste del pueblo de Santa Ana (23° 11' N, 109° 11' W), cerca del cerro del Venado. Los depósitos terrestres se encuentran inmersos en amplios depósitos marinos pliocénicos de la región, la presencia del gonfoterio *Rhynchotherium* permite ubicar su temporalidad (Miller, 1980; Miller y Carranza-Castañeda, 1984, 2002). Sin embargo, no se dispone de dataciones absolutas que corroboren su adscripción cronológica (Bell *et al.*, 2004). De esta localidad se recuperó el resto de un busardo o águila (*Buteo*), material depositado en el Instituto de Geología (Universidad Nacional Autónoma de México).

4. Plioceno temprano a tardío, Rancho Viejo, Guanajuato. Esta localidad se ubica aproximadamente a 11 km al suroeste del Rancho El Ocote, Municipio de San Miguel de Allende, cuya ciudad principal se localiza a 20° 49' N, 100° 50' W.

Se ubica en una región que ha sido bien estudiada desde el punto de vista geológico y paleontológico, por lo que la localidad se ha podido atribuir al Blancano (Miller y Carranza-Castañeda, 1984, 2002; Campbell *et al.*, 1999). Esta asignación se ha corroborado con la datación de cenizas volcánicas, obteniendo edades entre 4.6 y 4.8Ma (Kowallis *et al.*, 1986, 1998). De esta localidad, se recuperó un teratornítido (*Ailornis*) depositado en el Instituto de Geología (Universidad Nacional Autónoma de México), además de otras aves que no se han identificado (O. Carranza, com. pers. 2004).

5. Plioceno temprano a tardío, La Goleta, Michoacán. Este sitio se encuentra muy cerca del poblado La Goleta (19° 37' N; 100° 59') y al este de la ciudad de Morelia. Si bien Howard (1965) dudaba de su asignación al Plioceno, lo cierto es que el trabajo que se ha desarrollado en las últimas décadas ha permitido confirmar dicha asignación.

Los ambientes lacustres y fluviales son los que predominan, como indican los niveles estratigráficos de arcillas y arenas, de donde se han recuperado los vertebrados, entre ellos destaca el gonfoterio *Rhynchotherium*, que permite verificar por asociación la asignación temporal. Sin embargo, también se plantea que puede estar representado el Henfiliano tardío (Miller y Carranza-Castañeda, 1984). De esta localidad se propuso una nueva especie de cormorán (Howard, 1965), que en la actualidad puede ser discutible, el material se encuentra en *Los Angeles County Museum*.

6. Plioceno temprano - medio, Formación Pie de Vaca, Tepexí de Rodríguez, Puebla. Las calizas litográficas de la cantera Tlayúa constituyen uno de los yacimientos fosilíferos más importantes en el centro-orienté de México. Se localiza a 60 km al SE de la ciudad de Puebla, con coordenadas 18° 35'N, 97° 54'W. En el área coexisten la formación Tlayúa, del Cretácico (Albiano), la formación Tepexí viejo, del Eoceno al Oligoceno, la formación Pie de Vaca (Pantoja-Alor, 1992), que se ubica a 500 m de la Cantera Tlayúa. y consiste en

sedimentos terrígenos continentales, fluviolacustres y aluviales. A esta última se le asigna una edad tentativa del Plioceno (Applegate *et al.*, 1984; Pantoja-Alor, 1992), en particular, del Blancano.

En ella se encontró una impresión de un flamenco no identificado, junto con las huellas de otros vertebrados, depositada en el Instituto de Geología (Universidad Nacional Autónoma de México) (Cabral-Perdomo, 1996; Rodríguez de la Rosa *et al.*, 2004). El resultado de su estudio se encuentra en el tratado sistemático.

7. Pleistoceno temprano a medio, El Golfo de Santa Clara, Sonora. Esta localidad se ubica en las coordenadas geográficas 32° 40' N, 114° 30' W, en los alrededores del poblado del mismo nombre. Por la fauna identificada se le asignó una edad del Irvingtoniano. Esta es una de las localidades más características, por la presencia temprana de mamíferos inmigrantes de Sudamérica (Shaw, 1981). De aves se recuperó un resto de búho, depositado en el Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México.

8. Pleistoceno temprano, Terapia, Sonora. Esta localidad de reciente estudio, corresponde a afloramientos a lo largo del Río Moctezuma, cerca de San Clemente Terapia (29° 40' N, 109° 39' W). Los sedimentos son de tipo lacustre y fluvial.

Los fechamientos iniciales en basalto indican edades entre .50 y 1.7 Ma., que de confirmarse lo ubicarían como una nueva localidad del Irvingtoniano. Se han recuperado peces, anuros, tortugas, culebras y cocodrilos, además de megafauna como proboscideos y gliptodontes. Las aves se encuentran en estudio (Mead *et al.*, 2001; 2006).

9. Pleistoceno temprano a Pleistoceno tardío, Cedazo, Aguascalientes. Esta es una localidad prácticamente perdida por el crecimiento urbano de esta capital (21° 53' N, 101° 12' W) y que es de sedimentos fluviales. Inicialmente fue asignada al Pleistoceno (Mooser, 1958), pero su caracterización fue compleja por

los mamíferos que se identifican. Mas una revisión posterior, permitió concluir que comprende faunas desde el Irvingtoniano hasta el Rancholabreano (Montellano-Ballesteros, 1992; Bell *et al.*, 2004). Aunque algunas consideraciones posteriores la extienden incluso al Henfiliano (Miller y Carranza-Castañeda, 2002), es más probable su extensión hacia el Blancano (Bell *et al.*, 2004). Mooser recuperó un fémur de ave sin identificar, pero el material no se encuentra en la colección del Instituto de Geología, como se había reportado inicialmente, es probable que se encuentre en la colección particular de ese autor (María del Carmen Perilliat, Curadora de la Colección del Instituto, com. pers.) tal y como sucedió con otros materiales de mamíferos estudiados por Montellano-Ballesteros (1992).

Pleistoceno temprano a tardío, Área Chapala-Zacoalco, Jalisco.

El Lago de Chapala se ubica al oriente de Jalisco y pertenece a la Cuenca Lerma-Chapala-Santiago, que es uno de los sistemas hidrológicos de mayor extensión en México y en América Latina, con una extensión de 75 km de largo y 22 km de ancho (De Anda *et al.*, 1998). Son tres las localidades de aves fósiles que se ubican dentro de ésta área:

10. Cantera de Jocotepec (20° 17' N, 103° 27' W). Ver comentario abajo.

11. Riberas del lago de Chapala (20° 07'- 20° 21' N, 102° 40' – 103° 25' W).

Se trata de las terrazas de la vertiente norte del lago. Fueron excavadas y estudiadas por el personal de *Los Angeles County Museum*. Se consideró que las asociaciones faunísticas proceden del Plioceno-Pleistoceno o Pleistoceno temprano, es decir prácticamente del Blancano tardío-Irvingtoniano.

12. Riberas de la Laguna de San Marcos (20° 15' N, 103° 33' W).

El resto del lago de Chapala, junto con las localidades de Jocotepec y de San Marcos se han asignado al Pleistoceno tardío (Alvarez, 1977; Clements, 1963; Downs, 1958).

De esta área se han obtenido un gran número de restos de aves que se encuentran depositados en diferentes colecciones. Sin embargo los únicos que se han reportado se encuentran en *Los Angeles County Museum* (Howard, 1969); los demás no han sido estudiados y tienen un control estratigráfico deficiente (Óscar J. Polaco, com. pers. 2002). Estos materiales se encuentran tanto en la colección del Museo Regional de Guadalajara del Instituto Nacional de Antropología e Historia, como en el Museo de Paleontología de Guadalajara.

13. Pleistoceno tardío, Isla Guadalupe, Baja California. La localidad de recuperación se encuentra en la punta este de la isla (29° 00' 50" N, 117° 13' 10" W), la cual es parte de una formación que se extiende de manera intermitente a lo largo de la línea costera. Los fósiles se encuentran en una matriz calcárea. Originalmente se le asignó una edad Sangamoniana, dentro del sistema clásico de glaciares e interglaciares, mismo que ha perdido vigencia. También por fechamientos se obtuvieron edades 110 y 130 ka AP (Hubbs y Jehl, 1976), por lo que se pueden considerar Rancholabreana. Las aves recuperadas no se han identificado y se encuentran depositadas en el Museo de Historia Natural de San Diego.

14. Pleistoceno tardío, Rancho La Brisca, Sonora. Esta se ubica 33 km al noreste de Cucurpé (30° 19' N, 110° 43'), cerca de la antigua Misión de Saracochi y a 180 km al nor-noreste de Hermosillo.

Originalmente se le asignó una edad Sangamoniana (Van Devender *et al.*, 1985), la que puede hacerse equivalente al Rancholabreano. Las aves identificadas se encuentran en el Instituto de Geología (Universidad Nacional Autónoma de México).

15. Pleistoceno tardío, Arizpe, Sonora. El material de guajolote fue originalmente recuperado en 1928 por Barnum Brown en las expediciones que se hicieron en el territorio nacional por parte del Museo Americano de Historia Natural

(AMNH), de Nueva York, donde se encuentra depositado. La localidad se ubica a 0.5 km del poblado de Arizpe (30° 20' N, 110° 09' W) y 30 km al sureste de Cananea.

Por la asociación faunística presente, principalmente la identificación de bisonte (*Bison* sp.) se ubica como Pleistoceno tardío (Wisconsiniano), es decir la etapa terminal del Rancholabreano (Cracraft, 1968).

16. Pleistoceno tardío, Cueva de San Josecito, Nuevo León. La localidad se encuentra a 8 km al suroeste de Aramberri, en el Municipio de Zaragoza (23° 57' 21" N, 99° 54' 45" W) a 2250 msnm en la vertiente oeste de la Sierra Madre Oriental. La cueva es una trampa natural, compuesta por una fisura con tres entradas que descienden verticalmente entre 12 y 30 m, hasta la cavidad principal.

Esta es una de las localidades que se conoce desde la década de los 30 del siglo XX y una de las más importantes del Pleistoceno, por los más de 120 taxones de fauna recuperada, que comprende moluscos y vertebrados terrestres, además de que se han identificado 14 taxones nuevos (Arroyo-Cabrales y Johnson, 1995; 2002), depositados tanto en *Los Angeles County Museum* como en la Colección del Laboratorio de Arqueozoología del Instituto Nacional de Antropología e Historia.

Desde los primeros estudios esta localidad se asignó al Pleistoceno tardío. Lo cual fue corroborado en las investigaciones posteriores al obtenerse fechamientos de radiocarbón tanto de los puntos de recuperación originales como de los descubiertos posteriormente, indicando edades que van de los 11 a los 45 ka AP.

17. Pleistoceno tardío, Cueva del Abra, Tamaulipas. La localidad se encuentra 1 km al sur de El Abra (22° 36' 34"N, 99° 01' 24"W). La cueva se conoce principalmente por los mamíferos, donde destacan los taxones de quirópteros y roedores, así como por la herpetofauna. El conjunto faunístico

identificado se asignó al Pleistoceno tardío (Holman, 1970; Dalquest y Roth, 1970), por lo que puede asociarse a una edad Rancholabreana. Se ha señalado que algunas aves constituyeron el principal agente acumulador de los restos, pero hasta donde se conoce no se ha efectuado la identificación de ellas.

18. Pleistoceno tardío, Cueva La Presita, San Luis Potosí. Esta trampa natural se localiza a 21.4 km al sur de Matehuala (23° 29' 37" N, 100° 37' 16" W) a 1540 msnm. Se han identificado restos de moluscos, anfibios, reptiles y mamíferos, de éstos últimos 10 especies son extintas y propias del Pleistoceno final (Polaco y Butrón, 1997). Las restos de aves identificadas son en su mayoría de hábitos carroñeros y se encuentran depositados en la Colección del Laboratorio de Arqueozoología del Instituto Nacional de Antropología e Historia (Corona-M. y Polaco, 1999).

19. Pleistoceno tardío a Holoceno, Rancho La Amapola, El Cedral, San Luis Potosí. Se ubica a 1,7 km al sureste de El Cedral, al norte de Matehuala a una altitud de 1700 msnm (23° 49' N, 100° 43' W). Por su fisiografía, en la región se formó una cuenca endorreica cerrada o pobremente drenada, que albergó un cuerpo de agua somera de extensión variable, por lo que sus sedimentos son fluviolacustres (Corona-M., 2003a).

Por los mamíferos recuperados se le asignó una temporalidad del Pleistoceno tardío. Por las dataciones de radiocarbón se obtiene una gama de edades que van desde los 33 ka, correspondientes a los restos de un hogar prehistórico hasta edades holocénicas de 2 ka (Lorenzo y Mirambell, 1981). También del sitio se han obtenido restos de herpetofauna, mientras que de aves es el segundo sitio en diversidad de aves recuperadas, comprendiendo tanto aves acuáticas, como galliformes y passeriformes (Corona-M., 1995; 2003a).

20. Pleistoceno tardío, Laguna de la Media Luna, San Luis Potosí. Se ubica a 4.5 km al sur de El Refugio, Municipio de Río Verde (entre los 21° 50'-21°

55'N, 100° 00'-100° 05'W). Los restos fósiles fueron depositados de manera natural. Por la mastofauna recuperada el yacimiento se considera del Pleistoceno tardío, es decir se puede asignar al Rancholabreano. El material se encuentra en el Instituto de Geología (Universidad Nacional Autónoma de México). De él se hizo un primer estudio que no fue publicado de manera formal (Hernández- Junquera, 1977). Posteriormente, al hacer una revisión de unos supuestos cormoranes, el autor de esta tesis encontró que estaban mal identificados, pues los restos eran de pato. Además se precisó la identificación de los otros restos, como se puede ver en el tratado sistemático..

21. Pleistoceno tardío a Holoceno, Cueva Jiménez, Chihuahua. Esta localidad se formó a partir de una trampa natural que se localiza a 14 km al sureste de Jiménez (28° 19' N, 105° 23' W), en la esquina noreste del Bolsón de Mapimí, a una altitud de 1450 m. La fauna recuperada comprende tanto moluscos, como vertebrados terrestres, incluidos taxones extintos. El material aviano es muy diverso, pues comprende aves acuáticas, rapaces diurnas y nocturnas, carroñeras, y otras aves terrestres. Los restos fósiles se encuentran depositados en la colección en la *University of Texas El Paso* (UTEP).

Aun cuando no existen dataciones absolutas para esta localidad, por la asociación faunística se ha asignado al Pleistoceno tardío (Rancholabreano) (Messing 1986).

22. Pleistoceno tardío, Epazoyucan, Hidalgo. Se reporta su ubicación a 7 km al noreste del poblado del mismo nombre (20° 01' N, 98° 38' W). No existen mayores datos disponibles de la misma, pero por la mastofauna hallada se asigna al Pleistoceno tardío (Castillo-Cerón *et al.*, 1997). El material sin identificar está en la Colección del Laboratorio de Paleontología de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.

23. Pleistoceno tardío, Barranca seca, Acultzingo, Veracruz. Se ubica a 3 km del poblado de Acultzingo (18° 42' N, 97° 18' W). Este se encuentra entre los

límites de Puebla y Veracruz, aunque oficialmente pertenece a esta última entidad, lo que en ocasiones ha hecho confusa la asignación de la entidad en otros reportes de vertebrados. Por el tipo de mastofauna se puede ubicar con certeza en el Pleistoceno tardío (Rancholabreano). Los restos de palomas identificadas se encuentran en la colección de la *Midwestern University*, Estados Unidos (Brodkorb, 1962).

Pleistoceno tardío a Holoceno, Área de la Cuenca de México.

La cuenca de México es una unidad hidrológica cerrada, y altamente modificada por los humanos, de casi 7000 km². Originalmente consistía en cinco lagos. Al norte se encontraban los de Zumpango y Xaltocan y al sur los Chalco y Xochimilco. Todos ellos de agua dulce. Al centro y ocupando la mayor extensión se encontraba el Lago de Texcoco, que era el de mayor salinidad, ocasionada por encontrarse al fondo de la cuenca (Ezcurra, 1990). La ubicación de las diversas localidades se encuentra en la figura 8.1.

Todas estas localidades son contemporáneas y se asignan por asociación de megafauna a la transición Pleistoceno tardío-Holoceno, es decir al Rancholabreano terminal. Cada una de ellas se ha asociado a alguno de los lagos antes mencionados. Varias de ellas presentan taxones comunes, lo que indica la similitud ambiental.

El conocimiento de estas faunas es consecuencia del crecimiento del área metropolitana desde la época colonial, lo que también ha conducido al descubrimiento de una gran cantidad de restos fósiles y prehispánicos, incluidas algunas de las primeras evidencias de la ocupación humana de esta parte del continente americano.

A) Área del Lago de Zumpango. Aquí se agrupan dos localidades que se encuentran al norte de la Ciudad de México. Ambas localidades prácticamente han desaparecido por el crecimiento de la mancha urbana.

24. Tequixquiac. Se localiza a los 19° 38' N, 99° 15' W. Su descubrimiento es producto de los trabajos efectuados a fines del siglo XIX y principios del XX para construir uno de los desagües más antiguos de la Cuenca; en ella se hicieron algunos de los descubrimientos más espectaculares de megafauna de mamíferos que han permitido ubicarla como del Pleistoceno tardío (Rancholabreano) (Miller y Carranza-Castañeda, 1984). Las aves que se identificaron por Storer (1954) están depositadas en el Instituto de Geología (Universidad Nacional Autónoma de México), y las analizadas por Howard (1969) se encuentran en el Los Angeles County Museum.

25. Zumpango. Es una la localidad que se ubica a los 19° 47' 18" N, 96° 06' 00"W con 2251 msnm. Por su estratigrafía se considera que tiene entre 7y 5 ka, es decir ya en los inicios del Holoceno (Maldonado-Koerdell, 1947). Además de los restos de herpetofauna y roedores, el autor menciona que se pueden reconocer al menos tres tipos de aves. Desafortunadamente el mencionado autor no proporciona ningún dato adicional, ni tampoco especifica dónde quedaron depositados los materiales.

B) Área del Lago de Texcoco. Ubicadas en lo que fuera la ribera oriental del paleolago, se encuentran las localidades de Chimalhuacán, Tepexpan y Tocuila, todas ellas dentro de los límites del actual Estado de México y en las que se ha identificado la presencia de fauna extinta, que las coloca también como parte del Pleistoceno terminal (Rancholabreano). Aun cuando en todas ellas se han encontrado evidencias de una temprana ocupación humana, no habían sido plenamente aceptadas por los prehistoriadores. Recientemente se efectuaron fechamientos de los restos humanos de las dos primeras localidades señaladas, sin éxito alguno (González *et al.*, 2003), mientras que la evidencia en Tocuila de un hueso de mamut que se afirma trabajado (Arroyo Cabrales *et al.*, 2001), se mantiene todavía como dudosa (Gary Haynes, com. pers. 2004).

26. Chimalhuacán. Se localiza a 1 km al norte del cerro del mismo nombre (19°

26' N, 98° 57' W), a 2238 msnm, muy cerca del poblado de San Vicente Chicoloapan. La fauna extinta, entre la que se encuentra mamut y bisonte corroboró la asignación temporal (García Cook, 1968). Las aves fueron identificadas por Brodkorb y Phillips (1973), mismas que se encuentran en la colección del Laboratorio de Arqueozoología del Instituto Nacional de Antropología e Historia.

27. Tepexpan. Es una de las localidades más conocidas por haberse encontrado los restos humanos en una de las evidencias más antiguas del poblamiento temprano de la Cuenca (19° 36' 42" N, 98° 57' 00" W). Por estratigrafía y por asociación faunística se le han asignado edades entre 10 y 15 ka (De Terra *et al.*, 1949). La fauna recuperada en estudios posteriores sugiere también que es una localidad del Pleistoceno terminal, sin embargo no existe algún otro control independiente que corrobore la información. Las primeras aves encontradas en esta localidad, todas acuáticas, fueron identificadas por Wetmore (1949). Se desconoce dónde están guardados estos restos. Las obtenidas en excavaciones posteriores se encuentran en la colección del Laboratorio de Arqueozoología del Instituto Nacional de Antropología e Historia (Corona-M. y Polaco, 2000).

28. Tocuila. Esta se ubica en el centro del poblado de San Miguel Tocuila, Texcoco. Sus coordenadas son 19° 31' 11"N, 98° 54'31"W. En ella se han encontrado al menos siete individuos de mamut. El origen de la tafocenosis se encuentra bajo estudio. Las aves identificadas son acuáticas y pueden corresponder a dos etapas de deposición (Corona-M. y Arroyo-Cabrales, 1997; Corona-M., 2003b). La asociación de fauna y los fechamientos obtenidos (11188 ± 76 años A.P.) lo corroboran como una localidad Rancholabreana (Morett *et al.*, 1998). Los materiales están en la colección del Laboratorio de Arqueozoología del Instituto Nacional de Antropología e Historia.

Dentro de los límites del Distrito Federal y también como parte del paleolago de Texcoco, se reportan tres pequeños sitios de recuperación de avifauna. Todos

ellos prácticamente desaparecidos por el crecimiento urbano. Estas son:

29. Peñón de los Baños. Es un cerro que se encontraba rodeado de ojos de agua, en el centro del antiguo Lago de Texcoco (19° 26' N, 99° 04' W). En el área también se han encontrado restos humanos que se consideraban pre-cerámicos y que fueron objeto de debate sobre su antigüedad. Uno de los que se ha logrado clarificar su situación en los últimos años es el denominado Peñón III, datado por radiocarbón en 10755 ± 75 años A.P., el cual se considera el más temprano en México (González *et al.*, 2003). Con él se encontraron asociados restos de un pelícano, actualmente depositado en la colección de la Dirección de Antropología Física del Instituto Nacional de Antropología e Historia (DAF-INAH), mismo que se identifica en el tratado sistemático.

30. Colonia Gertrudis Sánchez. Se encuentra muy cerca de la anterior (19° 27' N, 99° 06' W). Fueron recuperados los restos de un mamut, que por encontrarse en una orilla del paleolago de Texcoco indicaban la reducción de su nivel; por asociación se considera como una localidad del Pleistoceno final (Pichardo del Barrio *et al.*, 1961). También se hallaron restos de plantas, moluscos y un cánido sin identificar. El ave se identificó como un colimbo (*Gavia* sp.). Se desconoce dónde se depositó el material.

31. San Juan de Aragón. Esta localidad (19° 28' N, 99° 04' W) también formó parte de éste antiguo Lago y se encontraba a 4,5 km del canal del desagüe, en el oriente de la ciudad. Por su estratigrafía se puede deducir una edad entre 1000 3000 años de antigüedad, sin embargo no hay más datos que permitan precisar esta información. La localidad está desaparecida y el material se supone que está en la colección del Instituto de Biología de la UNAM (Martín del Campo, 1944).

C) Área del Lago de Chalco. Esta es una zona que también en las últimas décadas se ha intensificado su ocupación por la mancha urbana. Los restos de éste Lago lo constituye el Lago de Xochimilco.

32. Tlapacoya. Esta localidad comprendió 18 sitios de excavación en el cerro del mismo nombre y que se encuentra en el sureste del antiguo Lago de Chalco (19° 21' N, 98° 56' W). Es objeto de una de las investigaciones más extensas en la búsqueda de evidencias del poblamiento temprano de la Cuenca de México. La mastofauna es típica del Rancholabreano e incluye varias especies extintas; además de encontrarse restos de otros vertebrados terrestres y acuáticos. En esta localidad se obtuvieron 26 dataciones, que mostraron un intervalo que abarca desde el Pleistoceno final (entre 33 y 22 ka AP), hasta otros que son evidencias de los períodos culturales formativos en la Cuenca (3.5-2.2 ka AP). Recientemente esta cronología se vio corroborada con el fechamiento de restos humanos donde se obtuvo una edad de 10200 ± 65 años A.P. (González *et al.*, 2003)

Brodkorb y Phillips (1986), en un estudio preliminar, señalan la existencia de diversos restos de aves. Los materiales se encuentran depositados en la Colección del Laboratorio de Arqueozoología del Instituto Nacional de Antropología e Historia. Hay en curso un estudio más detallado de estos restos.

Pleistoceno tardío a Holoceno, Área de la Sierrita de Ticul, Yucatán.

La sierrita de Ticul se encuentra en el límite de las dos provincias fisiográficas del Estado de Yucatán: el carso yucateco y el de Campeche. Es una delgada cadena de lomas bajas que se extienden desde Maxcanú hasta Peto, Yucatán. Siendo éste uno de los rasgos fisiográficos más notables ya que al norte, este y oeste se extiende un terreno muy plano, constituido por una gran plataforma de rocas calcáreas marinas con suelos someros, llamada "roca laja". Al sur de la sierrita predominan terrenos de cerros bajos (INEGI, 2001). Cabe anotar que en algunas publicaciones estas localidades son denominadas Actun, que en maya significa cueva.

33. Cueva Loltún. Esta es una de las más conocidas en la región (20° 15'N, 89°28'W), su rango de temporalidades obtenida por radiocarbón va desde los 28400 años A.P. hasta bien entrado el Holoceno, con restos prehispánicos y coloniales, misma que ha sido objeto de diversos estudios paleontológicos y arqueológicos (Álvarez, 1982), sin embargo, los restos de aves se encuentran sin identificar y están depositados en la colección del Laboratorio de Arqueozoología del Instituto Nacional de Antropología e Historia.

34. Cueva Lara. La entrada de esta Cueva se localiza entre los pueblos de Yokat y Ticul (20° 25' N, 89° 36' W). Los restos animales recuperados incluyen aves sobre todo tropicales, junto con mamíferos y reptiles (Hatt *et al.*, 1953), depositados en el *American Museum of Natural History* de Nueva York y en el *Natural History Museum* de la *University of Illinois*. Su cronología ha sido debatida, pues hay una mezcla de taxones extintos (cf. *Equus conversidens*) con posible fauna doméstica reciente (*Bos taurus*). Por tanto, su cronología debe ser tomada con reservas hasta que se efectúen nuevos estudios en la cueva y en el área.

35. Cueva Spukil. Esta cueva se encuentra a 6 km al sur de la Hacienda Calcehtok (20° 30' N, 89° 54' W). Los restos recuperados son de aves tropicales así como de herpetofauna y mamíferos, varios de ellos producto de egragópilas. Los materiales identificados están depositados en las mismas colecciones que Cueva Lara. En este caso la presencia de un edentado (*Glossotherium*) sugiere que corresponde al Pleistoceno tardío (Rancholabreano) (Hatt *et al.*, 1953). Sin embargo, también se necesitan estudios detallados, pues hay algunos taxones dudosos que pueden indicar una mezcla de los sedimentos.

36. Cueva Oxkintok. Esta cueva se ubica a 5 km al este de Moxcam (20° 33' N, 89° 52' W). Esta es una de las localidades más antiguas que se conocen en esta región. Las excavaciones fueron conducidas por Henry C. Mercer en una infructuosa búsqueda de evidencias del poblamiento de América. En cambio, encontró diversos restos de fauna, entre ellos los de un guajolote, mismos que

fueron analizados por el naturalista Edward D. Cope (1896), siendo este el informe más antiguo de aves fósiles de México.

Adicionalmente se identificó herpetofauna y mamíferos, principalmente micro y mesofauna, incluyendo restos de un oso. Los materiales se encuentran en la *University of Pennsylvania*. La asociación de fauna sugiere que estos materiales son de origen pleistocénico, aun cuando tampoco puede descartarse la mezcla de sedimentos.

4.2 Otras localidades con datos insuficientes.

Hay varias localidades más de las que se hace mención en la literatura, pero de las que se desconoce información adicional. Tampoco se ubican en el mapa:

Atotonilco, Jalisco. Presumiblemente del Pleistoceno, reportada por Howard (1968). Los restos fósiles tal vez se encuentren en Los Angeles County Museum.

Puebla. Localidad desconocida al parecer del Pleistoceno, reportada por Álvarez (1977), donde menciona que dicho material se encuentra bajo estudio. Mas nunca fue publicada y es probable que los restos se encuentren en la *University of Michigan*.

Guanajuato, Jalisco y Zacatecas. En estas entidades existen varias localidades, consideradas del Plioceno, donde se han recuperado restos de aves que se encuentran sin estudiar (Óscar Carranza-Castañeda, com. pers., 2004).

4. 3 Otras consideraciones

De las 36 localidades que se mencionan, la mayor parte de los materiales se encuentra depositado en colecciones mexicanas, principalmente en el Instituto Nacional de Antropología e Historia y en la Universidad Nacional Autónoma de México. Del resto, la mayoría están depositadas en el Museo de Historia Natural

del Condado de Los Ángeles, California. Se desconoce la ubicación de los restos procedentes de las otras 7 localidades fosilíferas (Figura 4.3a). Por su cronología, la mayoría de las localidades son del Rancholabreano y las menos son del Blancano e Irvingtoniano (Figura 4.3b), mientras que en otras 10 de ellas no se han efectuado identificaciones, ni análisis de los ejemplares. Por lo que una de las rutas futuras de trabajo sería la de revisar su situación y evaluar la factibilidad de su estudio.

Finalmente, la región más explorada es la Cuenca de México, localizada entre las entidades del Distrito Federal y el Estado de México (Figura 4.3c), ya que así se ubican nueve localidades, todas ellas del Rancholabreano. La intensidad de la exploración en esta área geográfica se debe principalmente a la urbanización provocada por el crecimiento de la Ciudad de México.

Las otras entidades con mayor número de localidades son Sonora y Yucatán (Figura 4.3c). En el primer caso, con los datos disponibles no se puede establecer si estas localidades están ligadas a proyectos más globales de investigación, mientras que las de Yucatán se sabe que estuvieron asociadas a investigaciones sobre prehistoria y arqueología en la región.

COLECCIÓN			PAÍS	NUM LOC
Instituto Nacional de Antropología e Historia (*)			MEX	8
Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México			MEX	7
Museo de Paleontología de Guadalajara			MEX	1
Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo			MEX	1
Los Angeles County Museum			EUA	6
American Museum of Natural History			EUA	3
University of Illinois			EUA	2
Midwestern Univesrity			EUA	1
San Diego Natural History Museum			EUA	1
University of Texas El Paso			EUA	1
University of Pennsylvania			EUA	1
No determinadas				7

			ESTADO	NUM. LOC:
			Aguascalientes	1
			Baja California	1
			Baja California Sur	1
			Guanajuato	1
			Hidalgo	1
			Michoacán	1
			Nuevo León	1
			Puebla	1
			Tamaulipas	1
			Veracruz	1
			Chihuahua	3
			Distrito Federal	3
			Jalisco	3
			San Luis Potosí	3
			Sonora	4
			Yucatán	4
			Estado de México	6
				36

NALMA	NUM LOC	NO ESTUDIADA
Blancano	7	4
Irvingtoniano	2	0
Rancholabreano	27	6
TOTAL	36	10

Figura 4.3. Estado actual de las localidades del Cenozoico tardío de México. a) En la parte superior. Colecciones donde se encuentran depositadas. El total no coincide con 36, pues hay localidades que sus materiales se encuentran en dos o más colecciones. b) Parte inferior izquierda. Cantidad de localidades por edad NALMA, c) Parte inferior derecha. Cantidad de localidades en cada Estado de la República Mexicana.

5. TRATADO SISTEMÁTICO

En este capítulo se integran tanto los taxones recopilados de la bibliografía como aquellos revisados por el autor, de estos últimos se destaca tanto la discusión con base en datos osteométricos en los géneros *Anas*, *Oxyura*, *Podiceps*, *Aechmophorus*, *Phalacrocorax*, *Ciconia*, *Mycteria*, *Phoenicopterus*, *Geococcyx*, como la identificación de los ejemplares de localidades no publicadas por el autor, como son Tepexi de Rodríguez, El Cedral, Laguna de la Media Luna y el Peñón de los Baños, que incluyen varios primeros registros de aves perchadoras.

En los ejemplares arriba señalados se obtuvieron las medidas de acuerdo con la propuesta de Von den Driesch (1976), y se analizaron de acuerdo con lo indicado en el apartado de ostometría del capítulo de Métodos. Para las medidas se ha respetado la nomenclatura original de la autora, que es la más usual en la literatura sobre osteología aviana, además de que sólo se usaron las más comunes y que facilitaban su comparación con otras fuentes.:

GL (Greatest length), es la longitud máxima entre los extremos proximal y-distal de la pieza de referencia.

Bp (Breadth proximal), es la anchura máxima en el lado proximal de la pieza de referencia.

Bd (Breadth distal), es la anchura máxima en el lado distal de la pieza de referencia.

Dic (Diagonal cranial), es la máxima distancia lateral - medial en el lado proximal de la escápula.

Dip (Diagonal proximal), es la máxima distancia entre el borde cranial y caudal en la zona proximal de la ulna.

Dd (depth distal), es la distancia máxima entre los puntos caudales de los cóndilos distales. Esta medida se usa en fémur y tibiotarso.

Orden	% orden	Familia	% fam
Anseriformes	17.13	Anatidae	17.13
Caprimulgiformes	0.80	Caprimulgidae	0.80
Charadriiformes	4.78	Alcidae	0.40
		Burhinidae	0.40
		Charadriidae	0.80
		Laridae	0.40
		Recurvirostridae	0.40
		Scolopacidae	2.39
Ciconiiformes	8.37	Ardeidae	2.79
		Ciconiidae	1.99
		Teratornithidae	0.80
		Cathartidae	2.79
Columbiformes	3.19	Columbidae	3.19
Cuculiformes	1.20	Cuculidae	1.20
Falconiformes	12.35	Accipitridae	8.76
		Falconidae	3.19
		n.d.	0.40
Galliformes	7.57	Cracidae	0.80
		Odontophoridae	3.59
		Phasianidae	2.79
Gaviiformes	0.40	Gaviidae	0.40
Gruiformes	3.59	Gruidae	0.40
		Rallidae	3.19
Paseriformes	11.55	Cardinalidae	0.40
		Corvidae	2.79
		Emberizidae	0.40
		Fringillidae	0.40
		Hirundinidae	0.80
		Icteridae	2.79
		Mimidae	0.80
		Turdidae	1.20
		n.d	2.39
Pelecaniformes	5.18	Anhingidae	0.40
		Pelacanidae	1.20
		Phalacrocoracidae	3.59
Phoenicopteriformes	3.19	Phoenicopteridae	3.19
Piciformes	0.80	Picidae	0.80
Podicipediformes	6.37	Podicipedidae	6.37
Procellariiformes	0.40	Procellaridae	0.40
Psittaciformes	1.59	Psittacidae	1.59
Strigiformes	7.97	Strigidae	7.17
		Tytonidae	0.80
Aves n. d.	3.59		3.59

Figura 5.1. Contribución porcentual al registro del Cenozoico tardío de México de las órdenes y familias aquí registradas. En negritas, los tres valores más altos. n.d. = no determinados.

El tratado sistemático comprende 251 taxones, con 20 órdenes, 47 familias, 110 géneros y 118 identificados al nivel de especie o cercano. De ellos 24 son extintos, total o localmente. Se registran cinco taxones que se consideran endémicos de México. En la figura 5.1 se puede observar la contribución por categorías supragenéricas del registro fósil.

Se precisa que en el tratado la entrada de temporalidad se refiere al registro cronológico que alcanza en México el taxón referido. En algunos casos, el nombre específico válido se acompaña con la sinonimia con la que se designaba en la literatura consultada, delimitada por el signo de igualdad (=) y un paréntesis.

ORDEN ANSERIFORMES

FAMILIA ANATIDAE

El registro fósil de esta familia en Norteamérica y Europa es bastante extenso (Brodkorb, 1964; Tyrberg, 1998), sin embargo muchas de esas especies se han nominado a partir de material muy fragmentado o de huesos que no se

consideran diagnósticos (Woolfenden, 1961; Bickart, 1990). En México, miembros de esta familia se han identificado hasta este nivel sistemático debido a su condición fragmentaria, o bien por falta de elementos de comparación, por lo que tampoco pueden ser asignados a categorías de nivel inferior.

El registro más antiguo de esta familia en México se ubica en el Mioceno (Henfiliano temprano), recuperado en la localidad de Potrero Zietla, en Zacualtipán, Hidalgo (Castillo-Cerón *et al.*, 1997). Mientras que para el Cenozoico tardío se conocen los restos recuperados en Tlapacoya, en el Estado de México, localidad ubicada en las riberas del paleolago de Chalco. Se señala que estos pueden corresponder al menos a cinco especies de patos, entre los que señalan cercetas y gansos, aunque no se hizo ninguna determinación posterior. Estos

restos se obtuvieron en puntos de excavación tanto del Pleistoceno tardío, dado que se obtuvieron fechamientos entre 33 y 22 ka, así como del Holoceno, con dataciones entre 7.2 y 3.6 ka (Mirambell, 1978; Brodkorb y Phillips, 1986). Otros restos identificados hasta este nivel son los de la Laguna de Chapala (Howard, 1969) y que parecen corresponder al Pleistoceno tardío.

TAXONES *INCERTA SEDIS*

Toda vez que estos taxones sólo han sido descritos de las localidades que se refieren y por ende no se han clarificado sus relaciones con las subfamilias actuales, particularmente con los anserinos, los anátinos o los tadorninos, por lo que es preferible mantenerlos sin ubicación hasta revisar su situación (Livezey, 1991, 1997).

Género *Eremochen* Brodkorb, 1961

Eremochen cf. *russelli* Brodkorb, 1961

Localidad: Yepómera (Howard, 1966).

Material referido: Escápula.

Temporalidad: Plioceno medio (Henfiliano-Blancano).

Comentarios: De este pato extinto identificado sólo se conoce un registro previo en el Plioceno temprano de Oregon (Brodkorb, 1964).

Género *Wasonaka* Howard, 1966

Wasonaka yepomerae Howard, 1966

Localidad: Yepómera (Howard, 1966).

Material referido: Una fúrcula incompleta; un húmero derecho incompleto; una ulna izquierda

Temporalidad: Plioceno medio (Henfiliano-Blancano).

Comentarios: Esta es la localidad tipo de este anátido y es el único lugar donde se ha identificado.

SUBFAMILIA DENDROCYGNINAE

Género *Dendrocygna* Swainson, 1837

Dendrocygna bicolor (Vieillot), 1816

Localidad: Rancho La Amapola, El Cedral (Corona-M., 2002c; 2003a).

Material referido: Un fragmento distal de tibiotarso derecho.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Este es el único registro para el Pleistoceno mexicano del pato pijije y es similar a los ejemplares recientes (Figura 5.2).

Actualmente habita aguas superficiales, pantanosas, frescas y salobres, preferentemente ciénagas, lagunas, campos de cultivo húmedos y ocasionalmente en bosques.

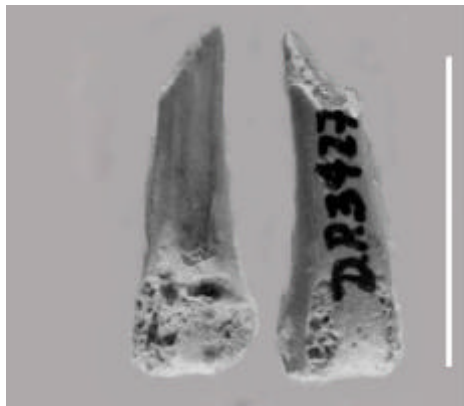


Figura 5.2. Ejemplar de pato pijije (*Dendrocygna bicolor*), identificado en el El Cedral. Escala 2 cm.

Se encuentra como residente en ambas costas y raramente se le encuentra en el centro de México como visitante invernal, aunque también es poco predecible en su distribución. No se conocen otros registros fósiles en Norteamérica.

SUBFAMILIA ANSERINAE

En este nivel se han ubicado aquellos restos que si bien son de anátidos se aclara que pertenecen a gansos o cisnes. Entre ellos se encuentran los que se recuperaron de la Laguna de Chapala, de los que se puede inferir la presencia de al menos dos individuos, uno que se refiere como ganso grande y otros sin identificar (Howard, 1969). Otro más es referido como un cisne sin determinar, pero este proveniente de Tequixquiac, en el Estado de México (Howard, 1969), localidad que se ubica en lo que se ha denominado la subárea del Lago de Zumpango, en la Cuenca de México.

Género *Chen* Boie, 1822

Chen coerulescens Linnaeus, 1758

Localidad: San Marcos (Howard, 1969).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Se desconoce el material analizado. Originalmente fue identificado como *Chen hyperborea*, sin embargo este nombre corresponde a la fase blanca de este ganso, que durante un tiempo fue considerado una especie distinta (A.O.U. 1998; 2000), por lo que su nombre fue actualizado. El ganso blanco actualmente es un visitante invernal en el Altiplano de México hasta Jalisco y estados aledaños, mientras que otra área migratoria es la costa este de México, desde Nuevo León y Tamaulipas hasta Veracruz.

Género *Branta* Scopoli, 1769

Branta canadensis (Linnaeus), 1758

Localidad: Tlapacoya (Brodkorb y Phillips, 1986).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Registro único de esta especie, sin embargo no se hace referencia alguna al material que se identificó. De esta especie se conocen registros contemporáneos en California y Oregon.

Miembros de éste género también se han identificado en el Pleistoceno de Norteamérica, como la especie reciente *B. bernicla*, además de otras especies fósiles, tales como *B. dickeyi*, descrita como un ganso “gigante”, *B. hipsibata* similar en tamaño a *B. canadensis*, mientras que *B. naniscula* y *B. propinqua* son las de menor tamaño. Recientemente fue descrita *B. woolfendeni* del Henfiliano de Arizona, que en términos generales es de un tamaño similar a mayor que *B. canadensis*, pero difiere en varios rasgos cualitativos (Bickart, 1990). Un elemento que debe considerarse en esta aparente diversificación de los gansos es la gran variabilidad de la especie actual, pues los ejemplares más grandes pueden duplicar el tamaño de los más pequeños. En años recientes, su sistemática se ha simplificado, pues se ha observado que lo que se consideraban especies diferentes, son en realidad variantes genéticas de la misma especie (Sibley, 2001).

El ganso canadiense es un visitante invernal en el norte del Altiplano Mexicano, hasta el centro de Durango y en la costa este hasta el norte de Veracruz; se reportan registros aislados en Jalisco, sur de Veracruz y costa de Chiapas, pero no en el centro de México. Este registro puede indicar un desplazamiento latitudinal de su área de migración en una época más fría.

SUBFAMILIA ANATINAE

Esta es la subfamilia a la que se denomina como “patos verdaderos”. Su registro fósil es muy amplio, aunque también es muy compleja la identificación de sus restos. El elemento más diagnóstico es el húmero, los demás huesos presentan gran similitud, por lo general la ubicación en un cierto taxón se basa en el tamaño del ejemplar analizado (Woolfeden, 1961).

Género *Aix* Boie, 1828

Aix cf. A. sponsa (Linnaeus), 1758

Localidad: Cueva San Josecito (Miller, 1943; Arroyo-Cabrales y Johnson, 1995).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Originalmente Miller (1943) los refiere como anseriformes, posteriormente se actualiza la identificación (Arroyo-Cabrales y Johnson, 1995), aun cuando se desconoce cuántos y cuáles restos, así como los criterios de identificación utilizados. Este taxón al nivel de especie se conoce desde el Plioceno (Blancano) de Florida (Emslie, 1998), así como en diversas localidades norteamericanas del Pleistoceno final (Brodkorb, 1964).

Género *Anas* Linnaeus, 1758

Anas sp. Linnaeus, 1758

De la cueva de San Josecito se menciona éste género, pero se desconoce el material analizado. Al parecer los anseriformes mencionados por Miller, fueron reasignados al nivel genérico (Arroyo-Cabrales y Johnson, 1995).

Anas (= *Nettion*) *bunker*i (Wetmore), 1944.

Localidad: Yepómera.

Material referido: Un coracoides incompleto.

Temporalidad: Mioceno-Plioceno (Henfiliano - Blancano).

Comentarios: Este registro efectuado por Howard (1966) es el más sureño de este pato, puesto que sólo se conocía de localidades en el Plioceno medio de Oregon y Texas; en el Plioceno tardío de Kansas y el Pleistoceno temprano de Arizona e Idaho (Brodkorb, 1964).

Anas strepera Linnaeus, 1758

Localidad: Tocuila (Corona-M., 2003b).

Material referido: Un húmero izquierdo incompleto.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Este es el primer registro fósil del pato pinto en territorio mexicano. De acuerdo con los datos recientes esta ave es un visitante invernal, común en casi todo el país. Habita en aguas cenagosas así como en lagos y lagunas costeras.

Anas platyrhynchos Linnaeus, 1758

Localidad: Rancho La Amapola, El Cedral (Corona-M., 2002c, 2003a); Laguna de la Media Luna (Hernández-Junquera, 1977; Corona-M., datos sin publicar).

Material referido: Un fragmento proximal de coracoides derecho (El Cedral); un húmero en la referencia original; más una tibia y fragmento proximal de húmero, en la revisión (Laguna de la Media Luna).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Estos son los primeros registro para el Pleistoceno de México del pato de collar. Su hábitat se encuentra principalmente en aguas superficiales, como estanques, lagos, ciénagas y campos inundados. Esta especie es de amplia distribución. Aun cuando en ciertas regiones del país se encuentra como visitante invernal en el área de estudio, está considerada como una residente.

Con respecto a los materiales de la Laguna de la Media Luna, se ha hecho una revisión del material depositado en la colección del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México. En la referencia original el húmero se identificaba al nivel de familia, mientras que otro se asignaba como de cormorán y uno más no se había determinado. La revisión permitió identificar los materiales usando los siguientes criterios:

IGM5322. Un tibiotarso derecho. Originalmente identificado como cormorán. Aunque está un poco roto, se observa que no tiene la cresta fibular ancha, propia de los cormoranes. Presenta además la curvatura distal característica de los

anátidos (Figura 5.3a). Similar a los ejemplares recientes, incluso en las medidas (Figura 5.4).

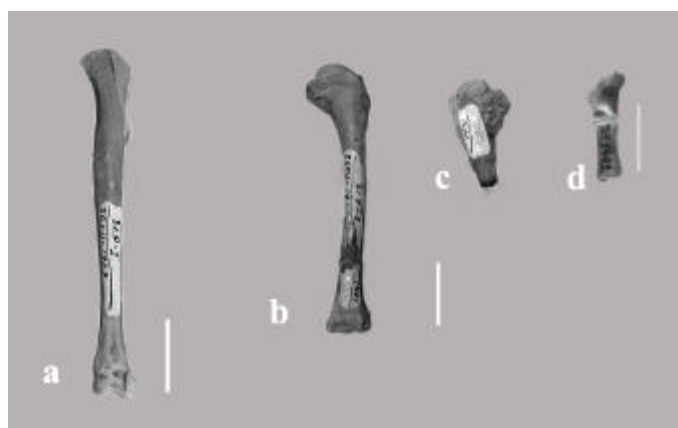


Figura 5.3. Ejemplares del pato de collar (*Anas platyrhynchos*) de dos localidades de San Luis Potosí. a. tibiotarso (IGM 5322); b. húmero (IGM 5325); c. fragmento de húmero (IGM5326). d. fragmento de coracoides (DP3442). Todos de la La Laguna de la Media Luna, excepto d que es de El Cedral. Escala 2 cm.

IGM5325. un húmero derecho. La forma es típica de los anátidos (Figura 5.3b), similar a los ejemplares recientes (Figura 5.4).

IGM5326. Fragmento proximal húmero derecho, similar al anterior (Figura 5.3c y Figura 5.4).

pieza / medida	IGM5322	IGM5325	IGM5326	<i>A. platyrhynchos</i> m \pm 2 d.s. (n)
humero				
Gl		83.9		91.5 \pm 6 (7)
bp		18.8	18.6	20 \pm 2.6 (7)
tibiotarso				
Gl	91.4			88 \pm 4.6 (7)
bp	10.8			14 \pm 2.6 (7)

Figura 5.4. Comparativo osteométrico de ejemplares fósiles y recientes del pato de collar (*Anas platyrhynchos*). donde m = media; d. s= desviación standard; n=número de ejemplares. Valores calculados a partir de Gilbert *et al.* (1985). En negrita, valor que sale de fuera de los límites al 95%, pero se ubica en los del 99%.

Anas cyanoptera (Vieillot), 1816

Localidad: Tequixquiac (Howard, 1969), Rancho La Amapola, El Cedral (Corona-M., 2002c, 2003a); Tocuila (Corona-M., 2003b).

Material referido: Dos restos sin especificar (Tequixquiac). Un fragmento distal de ulna derecha; un fragmento medio distal de ulna derecha; un fragmento proximal de escápula izquierda; una ulna derecha; un húmero derecho (El Cedral); un húmero derecho completo (Tocuila).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: La cerceta café es uno de los patos con mayor cantidad de registros fósiles en México, lo que sugiere que durante el Pleistoceno final era un habitante común en los cuerpos de agua continentales del Altiplano, incluyendo la Cuenca de México. Actualmente es un visitante invernal de los cuerpos de agua continentales.

Anas clypeata Linnaeus, 1758

Localidad: Rancho La Amapola, El Cedral (Corona-M., 2003a).

Material referido: un metacarpo II del carpometacarpo izquierdo.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Del pato cucharón es el único registro para el Pleistoceno mexicano. Esta ave es invernal en humedales de agua dulce con ciénagas alrededor y camas de juncas, especialmente los que tienen corrientes lentas y lodosas.

Anas acuta Linnaeus 1758

Localidad: San Marcos y Tequixquiac (Howard, 1969); Cueva Jiménez (Messing, 1986); Rancho La Amapola, El Cedral (Corona-M., 2002c, 2003a).

Material referido: Un fragmento distal de húmero izquierdo; un fragmento distal de húmero izquierdo (El Cedral). En las otras localidades no está disponible.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: También por la cantidad de registros el pato golondrino era una especie común en los cuerpos de agua del Altiplano y la Cuenca de México. Actualmente es un visitante invernal común tanto en aguas superficiales como profundas.

Anas cf. crecca Linnaeus, 1758

Localidad: Cueva Jiménez (Messing, 1986); Rancho La Brisca (Van Devender *et al.*, 1985).

Material referido: Un coracoides incompleto (Rancho La Brisca). De la otra localidad se desconoce.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) - Holoceno.

Comentarios: La cerceta de ala verde es un visitante invernal de amplia distribución en México, excepto al sur del Istmo de Tehuantepec.

Género *Aythya* Boie, 1822

Aythia sp. Boie, 1822

Localidad: Cantera de Jocotepec (Álvarez, 1977).

Material referido: Un fragmento proximal de ulna izquierda, un fragmento proximal de ulna derecha.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) - Holoceno. Aplicable a todo el género. Ver abajo registro específicos.

Comentarios: Se indica que su pobre estado de conservación limitó la identificación. Actualmente, son cinco las especies de este grupo presentes en el territorio mexicano y cuatro de ellas se distribuyen ampliamente, todas son visitantes invernales. Pueden encontrarse tanto en aguas dulces como salobres.

Entre las anátidas buceadoras, este género es el único del que en el Pleistoceno tardío se han identificado todas las especies recientes que se distribuyen en México, sugiriendo que también tenía poblaciones importantes en aquel momento, y que su patrón de distribución se mantiene prácticamente igual, excepto en un caso.

Aythya valisineria (Wilson), 1814

Localidad: Rancho La Amapola, El Cedral (Corona-M., 2002c, 2003a).

Material referido: Un coracoides izquierdo al que le falta un fragmento distal.

Comentarios: Es el único registro en el Pleistoceno para el pato coacoxtle. En el invierno se le encuentra en pantanos, estanques, lagos, ríos y playas.

Aythya americana (Eyton), 1838

Localidad: Cantera de Jocotepec (Álvarez, 1977), Tequixquiac (Howard, 1969).

Material referido: Un fragmento proximal de ulna izquierda (Cantera de Jocotepec). Se desconocen los restos de la otra localidad.

Comentarios: Debe destacarse que el pato de cabeza roja tiene poblaciones residentes en el área que ocupa el Cinturón Volcánico Transversal en el Centro de México. Ambas localidades formarían parte de ésta área, existiendo la posibilidad de que fuesen residentes desde esas épocas.

Aythya collaris (Donovan), 1809

Localidad: Tequixquiac (Howard, 1969); Rancho La Amapola, El Cedral (Corona-M., 2002c, 2003a).

Material referido: De la primera localidad se desconoce; de la segunda un coracoides izquierdo al que le falta un fragmento distal.

Comentarios: Se encuentra principalmente en cuerpos de agua poco profundos y con mucha vegetación, sus bandadas son de alrededor de 100 individuos.

Aythya marila Linnaeus, 1761

Localidad: Cantera de Jocotepec (Álvarez, 1977).

Material referido: Fragmento proximal de un coracoides derecho.

Comentarios: Actualmente esta especie se encuentra en México, pero con registros aislados en la región norte de la Península de Baja California y el noroeste de Sonora. Si bien el pato boludo mayor es de un tamaño similar al pato de cabeza roja (*A. americana*), no puede atribuirse inicialmente una identificación errónea, pues se dan una serie de rasgos diagnósticos que los hacen diferentes. En principio, este registro sugiere un cambio de distribución de la especie del Rancholabreano al Reciente.

Aythya affinis (Eyton), 1838

Localidad: San Marcos (Howard, 1969); Chimalhuacán (Brodkorb y Phillips, 1973).

Material referido: De la primera localidad se desconoce; de la segunda un húmero izquierdo.

Comentarios: En el registro de Chimalhuacán se proporcionan las medidas, sin embargo no hay elementos para la comparación. El registro no está considerado en la síntesis de Barrios (1985). El pato boludo menor también es un visitante invernal de amplia distribución.

Género *Histrionicus* Lesson, 1828

cf. *Histrionicus* sp. Lesson, 1828

Localidad: Cueva San Josecito (Miller, 1943, Arroyo-Cabrales y Johnson, 1995).

Material referido: Se menciona en la fuente original como: “algunos huesos” que incluyen dos fragmentos de tarsometatarsos juveniles.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: En la referencia original Miller los reporta como Anseriformes, de ellos indica que algunos pueden asignarse como ca. *Histrionicus* y el resto corresponde a dos especies diferentes. En el listado que proporciona la referencia posterior se les asigna una identificación tentativa.

Es preciso corroborar la presencia del pato arlequín en el Pleistoceno tardío, pues en la actualidad se considera que en México su registro es accidental en la costa oeste de Sonora (Howell y Webb, 1995). En Norteamérica, también presenta registros accidentales en aguas continentales que se agrupan en franjas a lo largo de la costa, disminuyendo hacia el interior (Sibley, 2001).

Género *Bucephala* Baird, 1858

?*Bucephala albeola* (Linnaeus), 1758

Localidad: Cueva Jiménez (Messing, 1986).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Se desconoce el material referido, el pato monja es un visitante invernal de amplia distribución en todo el norte de México hasta el Cinturón Volcánico Transversal.

Género *Oxyura* Bonaparte, 1826

Oxyura sp. Bonaparte, 1826

Localidad: Yepómera (Howard, 1966).

Material referido: Fragmento distal de fémur; fragmento proximal de fémur; fragmento proximal de ulna.

Temporalidad: Plioceno medio (Blancano) – Holoceno.

Comentarios: Este es uno de los registros más antiguos que se atribuyen a éste género. De este taxón sólo dos especies se encuentran como residentes actualmente en México.

Oxyura zapatanima Álvarez, 1977

Localidad: Cantera de Jocotepec (Álvarez, 1977).

Material referido: Un tibiotarso izquierdo incompleto; un fragmento distal de húmero izquierdo.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano).

Comentarios: Este pato fósil se consideró que tiene una serie de rasgos diagnósticos que permiten diferenciarlo de las especies más cercanas y con distribución actual en México, como son *O. dominica* y *O. jamaicensis*, señalando que tenía claramente un tamaño intermedio con respecto a estas.

medida	<i>O. zapatanima</i>	<i>O. jamaicensis</i> m ± 2d.s (n)	<i>O.dominica</i> m ± 2d.s (n)
Dip	55.7	61.6 ± 2.26 (11)	49.4 ± 1.92 (3)
Bd	7.1	8.3 ± 1.04 (3)	6.3 ± 1.92 *

Figura 5.5. Comparativo osteométrico del ejemplar fósil de *Oxyura zapatanima* con taxones similares y actuales. En negrita, la medida que es significativamente distinta al 95%. La otra cae dentro del rango de variabilidad. (*) = la medida original es de un solo ejemplar, pero se estimó una media teórica, siguiendo el criterio de Simpson *et al.* (2003). Discusión en el texto.

Sin embargo, considerando los datos del autor y estimando la variabilidad de las especies recientes al 95%, se observa que esta afirmación no se confirma, en dos medidas del mismo tibiotarso que sirve de holotipo (Figura 5.5). Este ejemplar es significativamente más pequeño que *O. jamaicensis*, mas al compararlo con *O. dominica*, se encuentra que la medida proximal es significativamente distinta, mientras la distal no lo es, siendo probable que pueda pertenecer a esta especie, lo cuál tampoco restaría interés al registro, pues sería el primero esta especie poco conocida y se ubicaría dentro del área de distribución actual.

Este caso nos deja ver los problemas en el manejo de algunos criterios que se han aplicado en la nominación de especies fósiles, pero también nos permite observar la problemática que encierra el análisis osteológico de los patos, tema con el que

se debe ser cauteloso, ya que sus caracteres diagnósticos pueden ser insuficientes, amén de que la variación esquelética no ha probado ser confiable como el único criterio para la identificación y separación de especies, en tanto puede ser expresión de poblaciones separadas por una variación clinal (Livezey, 1991, 1997).

Partiendo, de ello, y dado que no existen elementos suficientes para tomar una determinación, propongo que el nombre sea retenido, en tanto se efectúa un estudio que permita clarificar si es una variación de *Oxyura dominica* en el área del Cinturón Volcánico Transversal, que es uno de los arcos volcánicos más complejos de la región circun-Pacífica, con un período de actividad intensa entre el Mioceno y el Pleistoceno (Ferrari, 2000). Es muy posible que los cambios en la fisografía del terreno produjeran barreras geográficas eficaces, como son las cuencas endorréicas, dando lugar a un área rica en endemismos, como se observa en otros taxones descritos, provenientes de ésta área.

Oxyura cf. *O. jamaicensis* (Gmelin) 1789

Localidad: Cueva San Josecito (Arroyo-Cabrales y Johnson, 1995).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: En la fuente no se indica el material analizado. Este taxón tampoco se encuentra en el listado de Steadman *et al.* (1994).

Oxyura jamaicensis (Gmelin) 1789

Localidad: Rancho La Amapola, El Cedral (Corona-M., 2002c, 2003a).

Material referido: Un fragmento proximal de escápula izquierda; un fragmento distal de fémur izquierdo.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Este es el primer registro confirmado para el pato tepalcate en México. Es un ave residente que habita comúnmente las ciénagas, lagos y áreas

costeras. El registro más antiguo de esta especie procede de una localidad del Blacano en Florida (Emslie, 1998).

ORDEN GALLIFORMES

Son varios los fósiles que han sido descritos de este orden en diversas partes del mundo, pero también varios los que en estudios posteriores han sido descartados, de tal suerte que poco se ha podido decir de la historia evolutiva a partir de su registro fósil, aun cuando se considera fiable a partir del Eoceno y el Oligoceno temprano (Olson, 1985; Feduccia, 1999; Mayr y Weidig, 2004). Recientemente se ha hecho un intento por clarificar el tema de la evolución del grupo a partir del uso combinado de evidencia molecular y fósiles (Dyke y Van Tuinen, 2004).

A ello debe aunarse que en este orden ha sido limitado el trabajo osteológico sistemático (Stewart y Hernández, 1997), este se ha concentrado en las grupos Odontophoridae (Holman, 1961) y Meleagridinae (Steadman, 1980). El registro fósil de éste último grupo es uno de los más completos, comprende las dos especies actuales y varias especies fósiles. Sin embargo, no existe una explicación sobre la aparente gran diversidad que tenía este género durante el Cenozoico tardío. Las otras familias, Cracidae y Odontophoridae, se encuentran pobremente representadas.

En México, al nivel de orden se ha identificado un fragmento distal de tarsometatarso, recuperado en la localidad de Epazoyucan II (Castillo-Cerón *et al.*, 1997) y que se atribuye al Pleistoceno tardío (Rancholabreano).

FAMILIA CRACIDAE

Género *Ortalis* Merrem, 1786

Ortalis vetula (Wagler), 1830

Localidad: Cueva Lara y Cueva Spukil (Fisher, 1953).

Material referido: De la primera no se reporta; de la segunda, un tibiotarso.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Este es el único registro de esta familia que se postula con un origen sudamericano. En Norteamérica se tienen tres registros entre el Mioceno temprano y el Plioceno temprano, que fueron originalmente identificados como *Ortalis*, pero que Brodkorb (1964) removi6 sin argumento claro al género *Boreortalis* (Olson, 1985).

La importancia potencial de este registro es que nos sugiere que la regi6n del sur y sureste de M6xico es importante para clarificar las temporalidades de los diferentes intercambios bi6ticos entre Norte y Sudam6rica.

FAMILIA PHASIANIDAE

SUBFAMILIA MELEAGRININAE

G6nero *Meleagris* Linnaeus, 1758

Meleagris sp.

Localidad: Cueva Oxkintok (Cope, 1896).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Material referido: Se desconoce.

Comentarios: Este registro es muy limitado, ya que se desconoce el material identificado. Tampoco se puede hacer ninguna inferencia si se refiere al pavo ocelado, end6mico en la regi6n (*M. ocellata*) o se refería al guajolote com6n. Incluso su temporalidad est6 en duda, pues hay dudas de que los restos se encontraran en sedimentos con mezcla de niveles, como es com6n en las cuevas de la Sierra de Ticul.

Meleagris crassipes L. Miller, 1940

Localidad: Cueva San Josecito (Miller, 1943).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano).

Material referido: 90 huesos: tarsometatarso (15), coracoides (5), tibiotarso (4), fémur (6), húmero (8), ulna (6), carpometacarpo (11) y otros no referidos.

Comentarios: Este es el llamado “pavo de patas grandes”. Esta especie extinta ha sido profusamente revisada por Steadman (1980) en el contexto del registro fósil de la subfamilia, demostrando su validez. De las excavaciones posteriores en la misma cueva no se recuperó más material (Steadman *et al.*, 1994). En México, no se ha recuperado de otra localidad, aunque se ha identificado en localidades de Arizona y Nuevo México (Olson, 1985).

Meleagris gallopavo Linnaeus 1758

Localidad: Arizpe (Cracraft, 1968); Rancho La Brisca (Rea, 1980; Van Devender *et al.*, 1985); Laguna de la Media Luna (Hernández-Junquera, 1977; Corona-M., datos sin publicar); Rancho La Amapola, El Cedral (Corona-M., 2003a).

Material referido: Un fragmento de húmero derecho (Arizpe), un fragmento distal ulna (Rancho La Brisca); una ulna y una escápula (Laguna de la Media Luna, ver Comentarios sección a); un fragmento anterior de dentario mandibular (El Cedral, ver Comentarios sección b).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: A pesar de ser una especie de gran importancia cultural en México, y de la posible importancia del actual territorio nacional en cuanto a su evolución y distribución, el registro de esta especie es pobre. Durante muchos años los registros de Sonora fueron los únicos conocidos. Aquí se presentan dos adiciones más, a partir de la revisión de las localidades de San Luis Potosí.

a) Los ejemplares de la Laguna de la Media Luna están depositados en la colección del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México. En la referencia original sólo se hizo una identificación tentativa hasta

género. Aquí se confirma que son de *M. gallopavo*, de acuerdo con los siguientes criterios:

Ulna (1919 = HJ-176). Tercio proximal de ulna izquierda. Se observa el proceso del olécranon y la muesca semilunar (Figura 5.6a). El foramen neumático está cubierto de sedimento y la impresión muscular también, pero corresponden con la descripción de la especie (Gilbert *et al.*, 1985).

Las medidas (en mm) son: Bp: 15.8; Dip: 22.1; Gl: 44.7 (incompleto). Las que junto con las de los ejemplares de comparación se encuentran en el intervalo de las medidas ofrecidas por Steadman (1980) para una muestra de hembras (Bp 15.45 ± 0.86 , $n = 28$).

Escápula (1919 = HJ-177). Mitad proximal del hueso. El borde vertebral está roto. Se observa claramente el foramen neumático y la faceta glenoidea. El proceso del acromion se encuentra roto (Figura 5.6b). Las medidas (en mm) son: Gl: 77.9 (incompleto), Dic: 23.2 (incompleto). El ejemplar es comparable con los ejemplares recientes. La medida Dic disponible aun cuando es parcial, se encuentra dentro del rango observado: 23.46 ± 1.46 , $n = 34$ (hembras, Steadman, 1980).

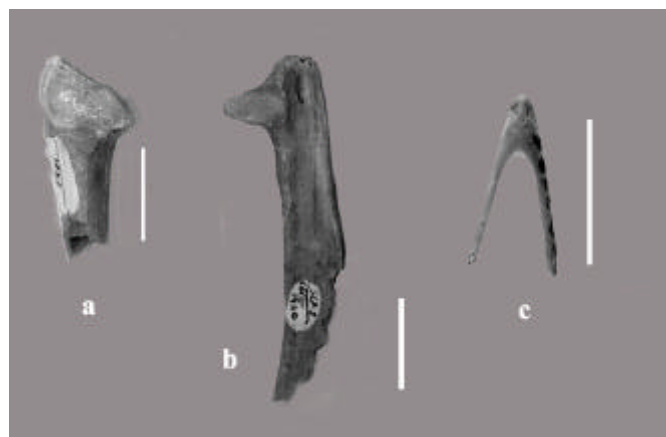


Figura 5.6. Ejemplares identificados de guajolote de localidades de San Luis Potosí. a) fragmento de ulna; b) fragmento de escápula; c) fragmento de dentario. a y b son de la Laguna de la Media Luna, c es del El Cedral. La escala en cada uno corresponde a 2 cm.

b) El Cedral. El ejemplar DP4386 no presenta las ramas mandibulares ni sus procesos postarticulares completos (Figura 5.6c). Las únicas características que permiten asignarlo son su parecido con los ejemplares de comparación y el que la sínfisis mandibular en el pavo ocelado (*M. ocellata*) es aún más estrecha que la del guajolote común (*M. gallipavo*) (Steadman, 1980). Llama la atención, sin embargo, que otros restos de esta especie no fuesen encontrados en el yacimiento. Con ello cambia la asignación que originalmente se le había dado en la familia Phasianidae (Corona-M., 2003a).

Meleagris (=Agriocharis) ocellata Cuvier, 1820

Localidad: Cueva Spukil (Fisher, 1953).

Material referido: fragmento proximal de tarsometatarso; fragmento distal de tarsometatarso juvenil.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) - Holoceno.

Comentarios: Este es el único registro conocido de esta especie endémica, y que sin embargo es pobremente conocida, incluso en sus poblaciones actuales. Se ha formulado la hipótesis de que esta especie, con el guajolote común (*M. gallipavo*) y la especie fósil *M. californica*, descienden de un ancestro común del Irvingtoniano (Steadman, 1980; Olson, 1985).

FAMILIA: ODONTOPHORIDAE

De esta familia se identifican de manera tentativa tres géneros de nueve que existen en México. Ello es indicativo de la falta de trabajo sistemático, osetológico y de la variación del taxón, pues incluso el trabajo de Holman (1961) es limitado en ese sentido, puesto que hay géneros de los que sólo tiene un ejemplar disponible. Por tanto, sería deseable en el futuro profundizar en este aspecto para recabar mayores elementos diagnósticos que faciliten las identificaciones y las subsecuentes interpretaciones. Todos los géneros identificados tienen registros en

localidades pleistocénicas de Norteamérica (Brodkorb, 1964), excepto algunos que son más antiguos y se indican.

Género *Dendrortyx* Gould, 1844

Dendrortyx (?) sp.

Localidad: Cueva San Josecito (Miller, 1943).

Material referido: un fémur, una ulna.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Ver adelante.

?*Dendrortyx macroura* (Jardine y Selby), 1829

Localidad: Cueva La Presita (Corona-M. y Polaco, 1999).

Material referido: cráneo; falange tarsal.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Ver adelante.

?*Dendrortyx leucophrys* (Gould), 1844

Localidad: Cueva Spukil (Fisher, 1953).

Material referido: Ulna (15); coracoides (18); carpometacarpo (25).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Estos registros de gallinas de monte son interesantes puesto que el género es endémico de América y al menos dos de sus especies son endémicas de México: *D. barbatus* y *D. macroura*. Los dos registros del norte de México se encuentran fuera del área de distribución de las dos especies recientes. En particular, la gallina de monte coluda (*D. macroura*) es residente en bosques húmedos o perennifolios de coníferas, sean de pino-encino o de pino. Ello sugiere

que en el Pleistoceno final, tenía una distribución más amplia y su distribución posterior pudo restringirse debido a los cambios ambientales en el norte del Altiplano Mexicano, que llevan a un ambiente más seco, proceso que inicia hacia los 9 ka y se acentúa a los 4 ka, sustituyendo la vegetación con el matorral desértico que actualmente se observa en la región (Metcalf *et al.*, 2000).

En el caso de la especie que se identifica en la localidad de Yucatán, ésta es congruente con los límites actuales de la especie, sugiriendo que no ha tenido cambios en su distribución.

Género *Oreortyx* Baird, 1858

?*Oreortyx pictus* (Douglas), 1829

Localidad: Cueva Jiménez (Messing, 1986).

Material referido: Fragmento distal de fémur.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: De este género monoespecífico su posición sistemática es debatida, pues algunos autores lo colocan dentro del género *Callipepla* (Howell y Webb, 1995; Banks *et al.*, 2004). El de Cueva Jiménez es su único registro en México, sin embargo este se encontraría fuera del rango de su distribución actual, pues ahora sólo se encuentran poblaciones residentes en las Sierras de Baja California. Habita en bosques semisecos de pino-encino o encino, así como matorral desértico. Ambientes similares a los de la codorniz escamosa (*Callipepla squamata*). Tampoco se han esclarecido sus relaciones con la codorniz californiana (*C. californica*). Por tanto, este registro debe confirmarse o determinar una posible distribución más amplia en el pasado.

Género *Colinus* Goldfuss, 1820

Colinus nigrogularis (Gould), 1843

Localidad: Cueva Lara y Cueva Spukil (Fisher, 1953).

Material referido: De la primera cueva, no se indica el material; de la segunda, se conoce un fragmento distal de tibiotarso y un fragmento proximal de húmero.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Estos son los únicos registros pleistocénicos de la codorniz yucateca, sin embargo, algunos autores (ver Howell y Webb, 1995) consideran que esta es una población de la codorniz norteña (*C. virginianus*), especie residente de amplia distribución en la costa Atlántica, el sureste de la costa del Pacífico y parte del Altiplano de México, e incluso algunos parches en Sonora.

Estos elementos sugieren que hay una estrecha relación entre ambas especies y que el proceso de especiación de la codorniz yucateca pudo darse en la transición Pleistoceno-Holoceno. Sería pertinente recabar más datos sobre las condiciones por las que se fragmentó la antigua distribución de la codorniz norteña. El género *Colinus* tiene una amplia representación desde el Plioceno tardío en Norteamérica (Brodkorb, 1964; Emslie, 1998).

Género *Odontophorus* Vieillot, 1816

Odontophorus ? guttatus (Gould), 1838

Localidad: Cueva Spukil (Fisher, 1953).

Material referido: Fémur (24); húmeros (61); tibiotarso (26); tarsometatarso (29) y coracoides (10).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) - Holoceno.

Comentarios: La codorniz bolanchaco es residente en bosques húmedos perennifolios, desde el sur de la Península de Yucatán, hacia Tabasco y Veracruz, extendiéndose hacia Centroamérica y hacia la costa del Pacífico de Oaxaca y Chiapas. Este registro confirma la importancia de las localidades del sureste mexicano en el intercambio biogeográfico entre el norte y el sur del continente, ya que restos de este género se han identificado del Pleistoceno de Brasil (Winge,

1887 *apud* Holman, 1961). El límite actual más norteño dentro de la Península de Yucatán es la Sierra de Ticul, Yucatán, donde se encuentra esta localidad.

Género *Cyrtonyx* Gould, 1844

Cyrtonyx montezumae (Vigors), 1830

Localidad: Cueva San Josecito (Miller, 1943; Steadman *et al.*, 1994).

Material referido: El primer autor sólo consigna: "huesos del ala", coracoides y dos cráneos; en la segunda referencia: húmero (2), carpometacarpo (3) y una falange tarsal.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: De la codorniz de Moctezuma es el único registro fósil, aun cuando cabe destacar una cierta abundancia de restos, ya que se hallaron ejemplares tanto en los dos trabajos de excavación de esta cueva. Este registro se encuentra dentro del amplio rango de distribución de la especie actual, que es residente en el Altiplano de México y la Depresión del Balsas.

ORDEN GAVIIFORMES

FAMILIA GAVIIDAE

Género *Gavia* Forster, 1788

Gavia sp. Forster, 1788

Localidad: Tlapacoya (Brodkorb y Phillips, 1986).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: No se indica el material referido y originalmente se reporta con su nombre común. De los colimbos de México se registran cuatro especies. Todos ellos son invernantes y se encuentran principalmente en la costa del Pacífico y en puntos de la costa de Tamaulipas. El de más amplia distribución y que se ha observado en cuerpos de agua continentales es el colimbo común (*G.immer*),

aunque como divagante hay también registros aislados del colimbo gorjirrojo (*G. stellata*).

Sin embargo, todas los ejemplares actuales son muy similares, excepto por el tamaño. Esto ha dado pie a debates sobre su sistemática, pues algunos autores consideran a *G. pacifica* y *G. arctica* como una sola especie, otros consideran que este par constituye una superespecie, y otra se constituye con *G. immer* y *G. adamsii* (Elphick *et al.*, 2001).

En el plano osteológico, los colimbos que actualmente viven en la región pueden ser separadas en dos grandes grupos, uno donde se encuentra *G. stellata*, y otro constituido por *G. immer*, *G. pacifica* y *G. arctica* (Chandler, 1990). A partir de esos elementos, debería revisarse a que grupo puede ser asignado este registro.

ORDEN PODICIPEDIFORMES

FAMILIA PODICIPEDIDAE

Género *Ptyolimbus* Murray, 1967

Ptyolimbus baryosteus Murray, 1967

Localidad: Chapala (Howard, 1969).

Material referido: Fragmento proximal de coracoides derecho.

Temporalidad: Plioceno-Pleistoceno (Blancano).

Comentarios: De acuerdo con Murray (1967), este es un zambullidor más pequeño pero con el esqueleto más robusto que el de las especies actuales. Se conoce para el Plioceno de Kansas. El de Chapala es el registro más austral de esta especie y el único en México. Aun cuando la especie no ha sido cuestionada formalmente hasta el momento, se ha señalado que este género es muy probable que pueda asignarse a las especies actuales de zampullines (Olson, 1985).

Género *Podilymbus* Lesson, 1831

Podilymbus sp. Lesson, 1831

Localidad: Tlapacoya (Brodkorb y Phillips, 1986), Col. Gertrudis Sánchez (Pichardo del Barrio *et al.*, 1961).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Ninguna de las dos publicaciones refiere el material analizado, aunque es probable que puedan ser asignados a la especie actual *P. podiceps*. Ver sección de comentarios de la especie.

Podilymbus podiceps (Linnaeus), 1758

Localidad: Tepexpan (Wetmore, 1949), Cantera de Jocotepec (Álvarez 1977), Cueva Jiménez (Messing, 1986), Cueva San Josecito (Arroyo-Cabral y Johnson, 1995).

Material referido: Un tarsometatarso derecho (Tepexpan); un fragmento proximal de tarsometatarso derecho y fragmento de hipotarso (Cantera de Jocotepec). De las otras dos localidades no se especifica el material.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: El zambullidor piquipinto es la única especie viviente de este género, ya que *P. gigas* del Lago de Atitlán, en Guatemala, se considera prácticamente extinta. El zambullidor es residente en la mayor parte del territorio mexicano, por tanto todos los registros fósiles se encuentran dentro del rango de distribución actual.

Es uno de los taxones con el registro más antiguo, puesto que se conoce desde el Plioceno temprano (Henfiliano) en Norteamérica (Becker, 1987; Emslie, 1998). En un análisis del registro fósil y su variación osteométrica, se considera que además de esta especie son válidas dos más: *P. majusculus*, del Plioceno, y *P. wetmorei*, del Pleistoceno (Storer, 1976; 1992). Sin embargo, esta última es cuestionada por Steadman (1984), quien la refiere a la especie reciente *P. podiceps*, criterio que como he señalado antes me parece adecuado.

Género *Podiceps* Latham, 1787

Podiceps parvus Schufeldt, 1913

Localidad: Chimalhuacán (Brodkorb y Phillips, 1973); Tlapacoya (Brodkorb y Phillips, 1986).

Material referido: De la primera localidad: coracoides izquierdo; fragmento distal húmero izquierdo. De la otra localidad, no se conoce.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano).

Comentarios: Esta especie se ha registrado en el Pleistoceno medio y tardío de California y Oregon; mientras que para el Plioceno de Norteamérica se ha descrito la especie *P. subparvus*.

Con respecto a las especies recientes, se señala que *P. parvus* es ligeramente más grande que *P. auritus* y menor que *P. grisegena*. La primera es visitante invernal en el norte de Baja California y la segunda lo es en la costa del Pacífico de Norteamérica (Sibley, 2001). Al considerar el tamaño del ejemplar, se observa que la medida disponible del húmero de Chimalhuacán (Bd=9.8) es mucho menor que la variabilidad al 95% tanto de *P. auritus* (13 ± 1.2 , n=6, basado en datos de Gilbert *et al.*, 1985) como de *P. nigricollis* (12 ± 1.2 , n=4, basado en datos de Gilbert *et al.*, 1985). Razón por la que se cuestiona la validez de la identificación.

Sin embargo, también se ha planteado que las especies fósiles descritas pueden ser asignadas a variaciones morfológicas del zambullidor cornudo (*P. auritus*) (Steadman, 1984; Emslie, 1995). Aun cuando es claro que previamente debe hacerse una revisión exhaustiva sobre la variación de los zambullidores y sus caracteres diagnósticos.

Podiceps cf. *P. nigricollis* (= *caspicus*) Brehm, 1831

Localidad: Tlapacoya (Brodkorb y Phillips, 1986).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: No se reporta el material analizado. Sin embargo, es probable que pueda asignarse a la especie reciente.

Podiceps nigricollis Brehm, 1831

Localidad: Cantera de Jocotepec (Álvarez 1977); Cueva Jiménez (Messing, 1986); Rancho La Amapola, El Cedral (Corona-M., 2002c, 2003a).

Material referido: De la primera, un fragmento distal de húmero izquierdo; de la segunda se desconoce y, de la tercera, un fragmento proximal de coracoides derecho.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: El zambullidor orejado actualmente posee una amplia distribución en el territorio nacional. Con poblaciones que son migrantes invernales y otras residentes, principalmente en el área del Cinturón Volcánico Transversal. El registro fósil del grupo es bastante amplio. Particularmente es común en depósitos del Plioceno y Pleistoceno de Norteamérica (Murray, 1967; Chandler, 1990; Emslie, 1998).

Género *Aechmophorus* Coues, 1862

Aechmophorus sp. Coues, 1862

Localidad: Tlapacoya (Brodkorb y Phillips, 1986).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) - Holoceno.

Comentarios: Se desconoce el material de esta localidad. Más comentarios abajo.

Aechmophorus occidentalis (Lawrence), 1858

Localidad: Chimalhuacán (Brodkorb y Phillips, 1973); Cantera de Jocotepec (Álvarez 1977).

Material referido: De la primera localidad: coracoides izquierdo incompleto. De la segunda: húmero (3), carpometacarpo, fémur (9), tibiotarso (4), tarsometatarso (6), falange posterior, vértebra cervical (10).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) - Holoceno.

Comentarios: El ejemplar de Chimalhuacán no se menciona en Barrios (1985). Por su parte Brodkorb y Phillips (1973) señalan que ese ejemplar es ligeramente más grande que los actuales. Sin embargo con la medida disponible del coracoides ($Bd = 15.8$), se puede observar que si bien es ligeramente mayor a la variabilidad al 95%. (14 ± 1.2 , $n = 7$, basado en datos de Gilbert *et al.*, 1985), también se puede establecer que se encuentra entre los ejemplares más grandes si la variabilidad se proyecta al 99%.

Es importante mencionar que la situación del achichilique no está exento de discusión, en tanto a veces se reconoce una sola especie (*A. occidentalis*) con dos fases de plumaje, o bien, como actualmente, se reconocen dos especies separadas (*A. occidentalis* y *A. clarkii*) (A. O. U., 1998; Barker *et al.*, 2004). Ambas especies son residentes en México y mantienen rangos de distribución similares e incluso se han observado híbridos.

En el plano osteológico se ha estudiado la variación interespecífica e intersexual de ejemplares norteamericanos, reconociendo que en varias medidas *A. occidentalis* es más grande que *A. clarkii*, aunque estas diferencias son más bien pequeñas, por lo que el criterio métrico no es suficiente para separarlas. Además de lo anterior, se observa variación geográfica e intraespecífica (Livezey y Storer, 1992). Por tales argumentos, la identificación de restos de ejemplares del Pleistoceno y Holoceno deben asignarse al complejo *A. occidentalis* - *clarkii*.

ORDEN PROCELLARIIFORMES

FAMILIA PROCELLARIIDAE

Género *Puffinus* Brisson, 1760

Puffinus cf. *P. ophistomelas* Coues, 1864

Localidad: Isla Guadalupe (Hubbs y Jehl, 1976).

Material referido: Un fragmento distal de húmero derecho.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Las pardelas son comunes en las aguas de la costa del Pacífico y es un grupo con alta diversidad, pues en el territorio nacional se registran en la actualidad 13 especies. El género en localidades mexicanas se conoce desde el Mioceno medio en la cercana localidad de La Misión, Baja California (Aranda-Manteca, 1990; Chandler, 1990), aun cuando la identificación de esos restos está sujeta a debate.

Las pardelas pequeñas son las que forman un complejo dentro de *Puffins* (Elphick *et al.*, 2001). La pardela gris (*P. ophistomelas*) se considera una población reproductora endémica y su registro está dentro del área de distribución actual, incluso la especie extinta *Puffinus tedfordi*, registrada en la localidad del Mioceno tardío de Isla Cedros, se considera que es muy similar a la actual. Sin embargo, no se han precisado las relaciones entre ellas.

Ejemplares de éste género se conocen en depósitos marinos de Norteamérica desde el Mioceno hasta el Plioceno.

ORDEN PELECANIFORMES

FAMILIA PELECANIDAE

Género *Pelecanus* Linnaeus, 1758

Pelecanus erythrorhynchos Gmelin, 1789

Localidad: San Marcos (Howard, 1969), Tlapacoya (Brodkorb y Phillips, 1986); Peñón de los Baños (Corona-M., datos sin publicar).

Material referido: Sólo se conoce la ulna de la última localidad, ver descripción abajo.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) - Holoceno.

Comentarios: El pelícano blanco es un visitante invernal común que se distribuye ampliamente desde el norte de México hasta el Istmo de Tehuantepec. Estos registros indican que el pelícano blanco era un elemento común en los escenarios ambientales del Pleistoceno del Cinturón Volcánico Transversal.

El ejemplar del Peñón de los Baños no había sido objeto de estudio y se encuentra asociado con los restos humanos más antiguos de México, recuperado en 1959 y datado por radiocarbono en $10,755 \pm 75$ años A.P.

El material se encuentra depositado en la Colección de la Dirección de Antropología Física del INAH, fue analizado por invitación de su Curador, Prof. José Concepción Jiménez.

Ulna (DAF-INAH sin número). Es un fragmento de la diáfisis. No presenta ninguno de los extremos articulares y se observa parte de la impresión del músculo *brachialis anticus*. Su identificación se apoya en el tamaño, en la forma de la línea intermuscular, la presencia del foramen nutricio y la doble línea de papilas, de acuerdo con Olsen (1979).

Dado que no se podía aplicar el sistema de medición de Von den Driesch, se tomaron las siguientes medidas para ilustrar las dimensiones del ejemplar. Longitud total de la pieza: 198.5 mm; las anchuras se midieron en los extremos, proximal: 15 mm, distal: 13 mm. El ejemplar es similar a los de comparación (Figura 5.7).

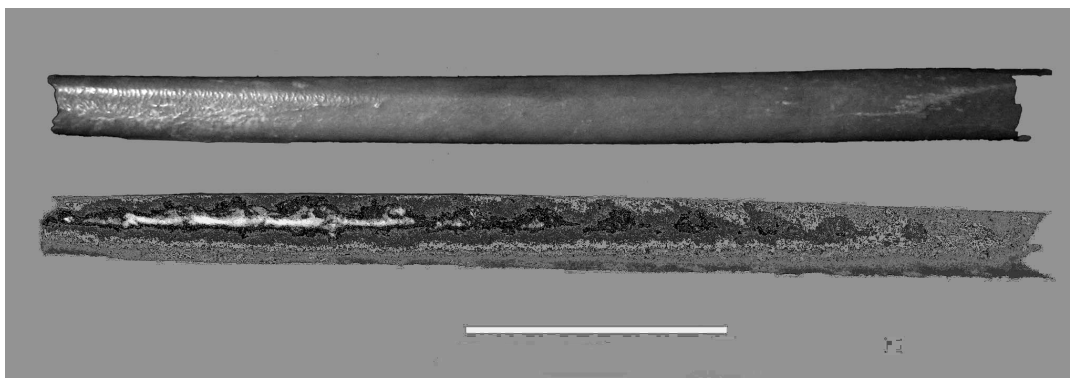


Figura 5.7. Ulna de pelicano blanco (*Pelecanus erythrorhynchus*) identificada en el Peñon de los Baños. Vista dorsal (superior) y dorsal (inferior). La escala es de 5 cm. Discusión en el texto.

FAMILIA PHALACROCORACIDAE

Género *Phalacrocorax* Brisson, 1758

Phalacrocorax sp.

Localidad: San Marcos (Howard, 1969); Cantera de Jocotepec (Álvarez, 1977)

Material referido: de San Marcos: fragmento proximal húmero; de la Cantera de Jocotepec: fragmento medio de tarsometatarso izquierdo; fragmento distal de ulna derecha.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Del ejemplar de San Marcos se indica que su tamaño se ubica entre *P. auritus* y *P. olivaceus*; y considera que puede ser una especie extinta. Por su parte, del ejemplar de Jocotepec se sugiere que puede ser de *P. chapalensis*, pero su mal estado de conservación impide afirmarlo.

La sistemática de los cormoranes, como la de otras familias ha estado sujeta a debate, como se puede observar en el estudio de la filogenia de este grupo (Siegel-Causey, 1988). Las implicaciones de éste trabajo en la sistemática no han

sido ampliamente aceptadas, pero para nuestros fines ofrece varios elementos, que junto con otras evidencias, pueden ayudar a esclarecer el estado de los taxones fósiles descritos en México.

En México se registran cuatro especies de cormoranes, pero sólo dos de ellas (*P. brasiliensis* y *P. auritus*) se pueden considerar las únicas que habitan en cuerpos de agua continentales. Estas también son las más comunes del Nuevo Mundo, pues su amplia distribución abarca desde Canadá a Tierra del Fuego, en las costas atlánticas y pacíficas. Como consecuencia, en estas dos especies se observa una gran variación en su osteología, particularmente la que se deriva de la musculatura del ala.

Dos casos más ilustran la variación geográfica de este género. En la identificación de restos pleistocénicos del cormorán en Nevada, se descubrió que su tamaño era mayor que el de la subespecie actualmente presente. Tras una revisión al nivel de subespecie, se llegó a la conclusión de que podía pertenecer a la que se distribuye actualmente en la región ártica (Howard, 1958). El otro se refiere a la reciente descripción de la especie extinta *P. kenyoni*, sin embargo, su validez ha sido descartada, dado que se considera que es una variante menor de *P. pelagicus* (Rohwer *et al.*, 2000 contra Siegel-Causey, 1991). Estos ejemplos, muestran claramente que la correlación entre tiempo y cambios ambientales provoca que ciertos morfotipos, expresados en tamaño corporal, se vean favorecidos o puedan adaptarse más fácilmente, convirtiéndose en dominantes dentro de las poblaciones. Por tanto, los aspectos osteométricos no son los únicos que definen las diferencias entre las especies, por lo que deben profundizarse los estudios para detallar las diferencias morfológicas y sus posibles implicaciones en la adaptación y la filogenia de estos organismos.

Phalacrocorax goletensis Howard, 1965

Localidad: La Goleta (Howard, 1965); Cantera de Jocotepec (Álvarez 1977).

Material referido: De La Goleta, fragmento distal de húmero izquierdo; un coracoides incompleto derecho. De la Cantera de Jocotepec, un fragmento distal húmero derecho.

Temporalidad: Plioceno (Blancano) a Pleistoceno tardío (Rancholabreano).

Comentarios: Se considera que es más chico que *P. brasiliensis*. Al hacer un cálculo de la variabilidad al 95% se observa que hay diferencias significativas, sin embargo al proyectar esta al 99%, las medidas se encuentran en el extremo inferior de esta curva (Figura 5.8). Si se considera sólo el aspecto métrico, este ejemplar podría ser reasignado a *P. brasiliensis*. Sin embargo, sería necesario estudiar con más detalle los aspectos morfológicos de la descripción y su relación con las especies actuales.

Phalacrocorax chapalensis Álvarez, 1977

Localidad: Cantera de Jocotepec (Álvarez, 1977).

Material referido: Fragmento proximal de tarsometatarso izquierdo; fragmento proximal de coracoides izquierdo; escápula izquierda incompleta; fragmento proximal de húmero izquierdo (2); fragmento medio de húmero izquierdo; fragmento proximal de ulna izquierda; fragmentos distal y medio de ulna izquierda; fragmento proximal de tibiotarso izquierdo; fragmento medio de tarsometatarso izquierdo; tróclea de tarsometatarso izquierdo; fragmento medio de tarsometatarso izquierdo; cuadrado izquierdo; articulación mandíbula derecha e izquierda.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano).

Comentarios: También se considera de un tamaño menor que el del cormorán neotropical *P. brasiliensis*. Con el mismo criterio del anterior se observa que hay una diferencia significativa al 95%, pero esta se anula al considerar la proyección al 99%, por lo que con base en el aspecto métrico, es probable que también deba ser reasignada a *P. brasiliensis*, la especie reciente. Sin embargo, también debe

hacerse un análisis más detallado en el aspecto morfológico, para contrastar sus posibles diferencias.

Tanto en este caso como en el anterior, y al igual que en el caso del pato extinto (*Oxyura zapatanima*), se están observando casos de poblaciones con un tamaño reducido y que se ubican en la franja del Cinturón Volcánico Transverso. Por lo pronto, es importante indicar que este fenómeno muy probablemente esté relacionado con procesos de aislamiento de poblaciones debido al intenso vulcanismo que sufre la zona a lo largo del Cenozoico tardío.

pieza / medida	<i>P. goletensis</i>	<i>P. chapalensis</i>	<i>P. brasilanus</i> IGM5321	<i>P. brasilanus</i> IGM5323	<i>P. brasilanus</i> m ± 2 d.s. (n)
húmero					
Bd	10.6	10.7	13.14		12.51 ± 1.94 (6)
Gl			121.6		121.55 ± 1.94 *
bp			19.26	18.87	18.6 ± 1.94 *

Figura 5.8. Comparativo osteométrico de cormoranes fósiles y el cormorán neotropical. La variabilidad está calculada al 95%. (*) = media teórica con base en el criterio de Simpson *et al.* (2003). La diferencias son significativa a este nivel, pero no al 99%. Discusión en el texto.

Phalacrocorax brasilianus (=olivaceus) (Gmelin), 1789

Localidad: Chapala (Howard, 1969), Laguna de la Media Luna (Hernández-Junquera, 1977; Corona-M., datos sin publicar).

Material referido: De Chapala, un coracoides, un húmero, una ulna, un carpometacarpo, un fémur, un tibiotarso y un tarsometatarso; de Laguna de la Media Luna, un húmero y un fragmento proximal de húmero.

Temporalidad: Plioceno (Blancano) - Holoceno.

Comentarios: Estos registros del cormorán neotropical se ubican dentro del rango de distribución actual. En cuanto a los ejemplares de la Laguna de la Media Luna, se presentan los resultados de la revisión de estos ejemplares. A partir del análisis

se concluyó que una tibia estaba mal identificada, pues pertenece a una anátida, como ya se señaló en el apartado respectivo. Además se han hallado otros dos ejemplares que se pueden atribuir a esta especie, de acuerdo con los siguientes criterios:

IGM5321. Un húmero derecho. En vista ventral, parte de la cabeza rota, con una fosa neumática, la marca capital delgada y profunda. En vista dorsal: cresta deltoidea reducida, la impresión del músculo *brachialis anticus* profunda, la marca bicipital profunda, estos elementos concuerdan con los caracteres publicados (Siegel-Causey, 1988) (Figura 5.9.a).

IGM5323. Un húmero derecho meteorizado al que le falta menos de un tercio distal. La parte proximal es similar a la del anterior. (Figura 5.9.b).



Figura 5.9. Ejemplares fósiles de cormorán neotropical, obtenidos en la Laguna de la Media Luna, San Luis Potosí. a. IGM5321. b. IGM 5323. Detalles en el texto.

Phalacrocorax auritus Lesson, 1831

Localidad: Tlapacoya (Brodkorb y Phillips, 1986), Tepexpan (Corona-M. y Polaco, 2000).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Material referido: Se desconoce el material de Tlapacoya. De Tepexpan: húmero izquierdo, ulna derecha incompleta, radio derecho, carpometacarpo sin metacarpal II.

Comentarios: El cormorán bicrestado es típico de estuarios y bahías en ambas costas oceánicas, y ocupa franjas que se internan en el continente, donde se encuentra en lagos grandes y ríos. El tamaño de los ejemplares de Tepexpan se encuentra dentro del rango observado (Gilbert *et al.*, 1985). Los registros pleistocénicos que se obtienen en localidades de la Cuenca de México, sugieren un proceso de extirpación muy reciente.

FAMILIA ANHINGIDAE

Género *Anhinga* Brisson, 1760

Anhinga anhinga (Linnaeus), 1766

Localidad: Cantera de Jocotepec (Álvarez, 1977).

Material referido: Fragmento proximal de húmero derecho; tarsometatarso derecho (2).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Este es el único registro de la anhinga, especie que actualmente tiene una distribución netamente neotropical en México, abarcando ambas costas y el Istmo de Tehuantepec. La localidad de Jocotepec se encuentra fuera del área de distribución actual, lo que puede sugerir un cambio en el rango de distribución geográfica.

ORDEN CICONIIFORMES

FAMILIA ARDEIDAE

Género *Tigrisoma* Swainson, 1827

Tigrisoma (?) sp. Swainson, 1827

Localidad: Cantera de Jocotepec (Álvarez, 1977).

Material referido: Una falange basal 3er. dedo.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: El género de las garzas tigre tiene una distribución netamente neotropical, sin embargo la denominada gorjinuda (*T. mexicanum*) es la más común en México, ya que se ubica en ambas costas. La localidad de Jocotepec, queda cercana pero fuera del área de distribución actual, lo que puede sugerir una antigua distribución más amplia. Un resultado similar se obtiene si consideramos a la otra especie actual (*T. lineatum*), que tiene registros aislados en Chiapas, y de ahí se distribuye hacia Centroamérica. Dado que se ha postulado el origen tropical de éste género, esta ave puede ser considerada como producto del intercambio faunístico entre ambas regiones americanas.

Género *Ardea* Linnaeus, 1758

Ardea herodias Linnaeus, 1758

Localidad: San Marcos (Howard, 1969).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Ardea (= *Casmerodius*) *alba* Linnaeus, 1758

Localidad: Tlapacoya (Brodkorb y Phillips, 1986).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Género *Egretta* Forster, 1817

Egretta sp. Forster, 1817

Localidad: Chapala (Howard, 1969).

Temporalidad: Plioceno-Pleistoceno (Blancano) – Holoceno.

Egretta thula (Molina), 1782

Localidad: Tlapacoya (Brodkorb y Phillips, 1986).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentario general: En todos los casos se desconoce el material analizado. El garzón cenizo (*Ardea herodias*), garza grande (*Ardea alba*) y la garza nívea (*Egretta thula*) son en la actualidad visitantes invernales de amplia distribución. Mientras que las garzas blancas (*A. alba* y *E. thula*), además mantienen poblaciones residentes en la zona del Cinturón Volcánico Transversal, debido a la presencia de cuencas endorreicas que les facilitan su hábitat. El registro de garza en Chapala es uno de los más antiguos para América.

Género *Nycticorax* Forster, 1817

Nycticorax nycticorax (Linnaeus), 1758

Localidad: Cueva San Josecito (Miller, 1943), Tlapacoya (Brodkorb y Phillips, 1986).

Material referido: De la primera, un coracoides, de la segunda no se conoce.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Esta garza nocturna es también un visitante invernal de amplia distribución y mantiene poblaciones residentes en la costa Atlántica, la costa norcentro del Pacífico y parte del Cinturón Volcánico Transverso.

FAMILIA CICONIIDAE

Localidad: Tequixquiac (Howard, 1969); Cueva San Josecito (Steadman *et al.*, 1994); Rancho La Amapola, El Cedral (Corona-M., 2002c, 2003a).

Material referido: De la primera, un fragmento distal de tibiotarso; de la segunda, un fragmento de radio, y de la tercera, un fragmento distal de tarsometatarso derecho.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano).

Comentarios: El registro de Tequixquiac se identificó como del género *Ciconia*, pero no se asignó a la especie extinta *C. maltha*, pues se consideraba que era una especie más pequeña y no descrita (Howard, 1969).

El ejemplar de San Josecito fue identificado hasta el nivel de familia. Recientemente, tuve oportunidad de revisarlo, observando que es un fragmento pequeño y al que le faltan los extremos, por lo que no se observan características diagnósticas que permitan identificarlo incluso como un cicónido, además de que la referencia tampoco lo explicita (Steadman *et al.*, 1994), por lo que una asignación más clara depende de un análisis más detallado.

El ejemplar de El Cedral pertenece a un ejemplar adulto (Figura 5.10a), su identificación se confirma hasta el nivel de familia, de acuerdo con las características proporcionadas por Gruber (1990). Si bien tiene rasgos compartidos, no se puede asignar a las especies actuales que habitan en México (*Jabiru mycteria* y *Mycteria americana*). De acuerdo con la Figura 5.10b, se observa que es un ejemplar más pequeño que la especie extinta *C. maltha*, que la cigüeña sudamericana *C. maguari* y que la cigüeñas negra (*Ciconia nigra*) y blanca (*Ciconia ciconia*) del Paleártico.



ejemplar	tarsometatarso Bd
Ciconiidae (El Cedral)	14.19 ± 1.12 *
<i>Ciconia maltha</i> (1)	25.4 ± 1.12 (10)
<i>Ciconia nigra</i>	17.4 ± 1.08 *
<i>Ciconia ciconia</i>	20.18 ± 1.08 (16)
<i>Ciconia maguari</i> (1)	22.83 ± 1.46 *

Figura 5.10. Ejemplar de cigüeña (*Ciconia*) de El Cedral y su comparativo osteométrico. a) a la izquierda, fragmento tarsometatarso, vista anterior. La escala = 2 cm.; b) a la derecha, comparativo osteométrico de taxones fósiles y actuales con el ejemplar identificado. (*) = media teórica; Fuente: 1 = basado en datos de Miller (1932).

En resumen, al parecer el registro de El Cedral parecen confirmar la hipótesis de Howard, respecto a la existencia de una cigüeña enana. En Florida también se han recuperado algunos elementos que podrían ubicarse dentro de esta especie no determinada (Emslie, 1998). En el futuro, debe considerarse tanto corroborar la identificación como el estudio del conjunto de los materiales, ya que sería un caso muy interesante por sus implicaciones sistemáticas y biogeográficas.

Género *Mycteria* Linnaeus, 1758

Mycteria wetmorei Howard, 1935

Localidad: San Marcos (Howard, 1969); Laguna de la Media Luna (Hernández-Junquera, 1977; Corona-M., datos sin publicar).

Material referido: De la primera, fragmento proximal de carpometacarpo; de la segunda, un tercio proximal de tarsometarso derecho.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano).

Comentarios: En la referencia de Howard, sólo se hace mención de esta identificación. Mientras que en el ejemplar de San Luis Potosí, se identificaba hasta el nivel de género y se reportaba como una tibia. Al hacer el reestudio de la localidad, se determinó que es un tarsometarso, que se puede asignar a esta especie, de acuerdo con los siguientes criterios:

IGM5324. Un tercio proximal de tarsometatarso derecho, en vista posterior. Se observan los bordes calcáneos separados, rasgo de este grupo (Gruber, 1990; Gilbert *et al.*, 1985). El hipotarso se encuentra en una posición más proximal, y en vista posterior la región entre las facetas articulares y los bordes calcáneos está menos excavada que en *M. americana*. La prominencia intercotilar es más baja y ancha que en *M. americana* (Figura 5.11a).

Con las medidas disponibles y la proyección de las medias teóricas de los taxones cercanos (Figura 5.11c), se observa que el ejemplar es mayor que el holotipo y

que *M. americana*, pero es menor que el jabiru (*Jabiru mycteria*). Sin embargo, si se considera de forma hipotética una variabilidad del 99%, nos encontramos que *Mycteria wetmorei* podría ser de los ejemplares más grandes de la especie actual, mientras que el ejemplar IGM 5324 sería uno de los ejemplares más grandes y ampliaría la variabilidad descrita.



ejemplar	tarsometatarso (Bp)
IGM5324	22.9
<i>Mycteria wetmorei</i> (1)	18
<i>Jabiru mycteria</i> (2)	24.19 ± 1.12 *
<i>Mycteria americana</i> (3)	16.5 ± 1.12 *

Figura 5.11. Ejemplar de cigüeña (*Mycteria*) de El Cedral y su comparativo osteométrico. a) fragmento tarsometatarso, vista posterior; b) fragmento tarsometatarso, vista anterior; c) a la derecha, comparativo osteométrico de taxones fósiles y actuales con el ejemplar identificado. (*) = media teórica. Fuentes: 1, Howard, 1935; 2, Miller, 1932; 3, Gilbert *et al.*, 1985.

En conclusión, por similitud el ejemplar es asignado a *M. wetmorei*. En tanto la especie no ha sido cuestionada y se han dado como válidos sus escasos registros en el Pleistoceno de California y Florida (Olson, 1991). En tal caso, este es el segundo registro de la especie en México.

FAMILIA TERATORNITHIDAE

Género *Ailornis* (Howard), 1952

Ailornis (= *Teratornis*) *incredibilis* (Howard), 1952

Localidad: Cueva San Josecito (Miller, 1943); Rancho viejo (Campbell *et al.*, 1999).

Material referido: De la primera, tarsometatarso (3), cráneo, fémur, húmero, carpometacarpo y coracoides; de la segunda, fragmento distal de carpometacarpo derecho.

Temporalidad: Plioceno tardío (Blancano) – Pleistoceno tardío (Rancholabreano).

Comentarios: En esta familia se agrupan las aves planeadoras gigantes relacionadas con los vultúridos, pero cuya filogenia no ha sido aclarada. De esta familia se conocían tres géneros con cuatro especies. Uno de ellos poco claro todavía (*Cathathornis*) del Pleistoceno final; otra descrita del Mioceno de Argentina (*Argentavis*), que es la más grande de todas (7 a 7.6 m de longitud alar). Mientras que había dos especies en el género *Teratornis* (*T. merriami* y *T. incredibilis*), que diferían en el tamaño (una diferencia de 40%) y en rasgos diagnósticos, hasta que con el descubrimiento de nuevos ejemplares, entre ellos el que aquí se cita, se estableció el género *Ailornis* (Olson, 1985; Campbell *et al.*, 1999 y referencias). Con lo cual el material de San Josecito se reasignó a este taxón.

Los miembros de esta familia se han encontrado en California, Nevada, Arizona y Florida, ocupando una temporalidad entre el Blancano y el Rancholabreano, similar a la de los ejemplares en México.

FAMILIA CATHARTIDAE

Es importante mencionar que existe un debate sobre si el nombre adecuado para la familia es Vulturidae (ver Olson, 1985), aspecto que ocasionalmente se ve reflejado en algún tratado sistemático, sin embargo, en el presente trabajo se sigue la terminología y clasificación de la A.O.U. (1998, 2000).

Género *Breagyps* L. Miller y Howard, 1938

Breagyps clarki (L. Miller), 1910

Localidad: Tequixquiac (Howard, 1969).

Material referido: Un axis.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano).

Comentarios: Este es el único registro de este cóndor pleistocénico, mismo que se registra en California y Nevada (Brodkorb, 1964), y del que se conoce bien su anatomía poscraneal (Howard, 1974).

Género *Coragyps* Geoffroy, 1853

Coragyps atratus (= *occidentalis*) (Bechstein), 1793

Localidad: Cueva San Josecito (Miller, 1943); Cueva Jiménez (Messing, 1986).

Material referido: De la primera se consigna: “muchos huesos, todos los estados de desarrollo”; de la segunda, un fragmento distal de húmero derecho; fragmentos de ulna derecha, tibiotarso derecho, premaxilar, fragmento medio y distal de tarsometatarso y falange.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: La identificación del zopilote negro es uno de los casos que mejor demuestra los cambios en las filosofías y métodos adoptados para nominar y asignar restos fósiles. Sin hacer un recuento detallado, baste señalar que originalmente se describió un género y una especie con los restos de Rancho La Brea, California (*Catharista occidentalis* Miller, 1909 *apud* Fisher, 1944); considerando que era una especie más grande con extremidades cortas y delgadas. Posteriormente, al ser reasignado al género actual, se siguió afirmando la validez de la especie mediante estudios anatómicos del cráneo (Fisher, 1944) y morfométricos, donde incluso para los ejemplares de la Cueva de San Josecito se nomina la subespecie (*C. atratus mexicanus*) (Howard, 1968b). Finalmente, en los trabajos recientes se ha impuesto la tendencia de asignarlo a la especie moderna, como se hizo en los casos de Cueva Jiménez y los de las excavaciones posteriores en Cueva San Josecito.

El zopilote negro tiene un amplio registro en localidades del Pleistoceno y Holoceno de Norteamérica (Brodkorb, 1964), pero incluso se ha planteado su presencia en el Plioceno de Florida (Emslie, 1998).

Género *Cathartes* Illiger. 1811

Cathartes aura (Linnaeus), 1758

Localidad: Cueva La Presita (Corona-M. y Polaco, 1999); Rancho La Amapola, El Cedral (Corona-M., 2002c, 2003a).

Material referido: De la primera, fragmento proximal de húmero izquierdo juvenil; fragmento distal de tibiotarso izquierdo; fragmento proximal de húmero derecho, dos falanges metatarsales. De la segunda, un carpometacarpo derecho.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) - Holoceno

Comentarios: Ambas localidades se encuentran separadas por una distancia aproximada de 50 km. El zopilote aura es un ave residente con amplia distribución en el Altiplano mexicano. Generalmente se le encuentra en áreas abiertas. Sin embargo, su registro fósil en México y Norteamérica no se corresponde con la abundancia actual de sus poblaciones.

Género *Gymnogyps* Lesson, 1842

Gymnogyps californianus (=amplus) (Shaw), 1798

Localidad: Cueva San Josecito (Miller, 1943), Cueva Jiménez (Messing, 1986).

Material referido: De la primera, tibia, tarsometatarso, fémur, húmero, carpometacarpo y coracoides; de la segunda, fragmento medio y distal de ulna derecha.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: El material de la Cueva de San Josecito se identifica de manera tentativa. Estos dos registros son los más australes del cóndor de California y

sugieren la extensión de su antiguo rango de distribución. En México esta extirpado, pues su último registro fue hecho en las montañas de Baja California en 1937. En Norteamérica se considera casi extinguido. Aunque su población es reducida, esta especie es objeto de un programa intensivo de conservación (Elphick *et al.*, 2001). La gran distribución antigua del cóndor se puede observar en los diversos registros pleistocénicos del oeste de Norteamérica, Florida y Nueva York (Emslie, 1998).

ORDEN PHOENICOPTERIFORMES

FAMILIA PHOENICOPTERIDAE

Género *Phoenicopterus* Linnaeus, 1758

En México este orden se registra desde el Mioceno tardío en la localidad de Isla Cedros, donde se identifica a *Megapaloelodus opsigonus*, un tipo de flamenco cercano a *Paleolodus* del Viejo Mundo, siendo este su único registro más austral y más tardío (Howard, 1971).

El género actual se encuentra representado por el flamenco rosado (*P. ruber*), residente en las lagunas al este de la Ría Lagartos. Después de su reproducción se dispersa hacia Celestún, ambos sitios en el Estado de Yucatán. Ocasionalmente, llega a encontrarse en la costa de Quintana Roo y el norte de Belice (Howell y Webb, 1995).

Como se puede observar en los registros indicados más adelante, antiguamente fue un habitante típico de los antiguos lagos en el Cinturón Volcánico Transverso, al menos en las Cuencas de Chapala y de México. Sin embargo, para el Pleistoceno se habían identificado dos especies: *P. copei* y *P. ruber*; además de otra especie para el Plioceno (*P. stocki*). Al obtener nuevos registros de flamencos (Corona-M y Arroyo-Cabrales 1997, Corona-M. y Polaco1999, Corona-M. 2003b), se consideró necesario volver a estudiar todos los fósiles pleistocénicos, incluidos los hallados anteriormente atendiendo a la sistemática del grupo más aceptada en la actualidad, que considera al flamenco rosado (*Phoenicopterus ruber*) con una

gran variación en tamaño, que incluye a las subespecies americana y europea (Sibley y Ahlquist, 1990). Criterio que se ha aplicado en esta revisión.

Phoenicopterus sp.

Localidad: San Marcos (Howard, 1969).

Material referido: Un fragmento proximal y uno distal, de húmero izquierdo.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano).

Comentarios: Los ejemplares originalmente se asignaron sólo hasta el nivel de género, pues se aduce que corresponde a una especie más grande que *P. copei*. No hay más datos disponibles.

Phoenicopterus stocki L. Miller 1944

Localidad: Yepómera: colecta 1, (Miller, 1944); colecta 2, (Howard, 1966); Tepexi de Rodríguez (Applegate *et al.*, 1984; Corona-M., datos sin publicar).

Temporalidad: Mioceno - Plioceno medio (Henfiliano- Blancano).

Material referido: De la primera: un fragmento distal de tibiotarso, un fragmento proximal de tibiotarso, un tarsometatarso, un húmero. De la segunda: fragmentos distales de tibiotarso izquierdo y derecho, fragmento proximal de ulna izquierda, un carpometacarpo izquierdo, fragmento distal de tarsometatarso izquierdo, fragmento de escápula, fragmento proximal de radio, fragmento distal de radio, fragmento distal de húmero derecho. De la tercera: cráneo, húmero, ulna y radio (2), carpometacarpo (2), tibiotarso (2), tarsometatarso (2).

Comentarios: En su momento, el flamenco de Yepómera fue el segundo que se describió en localidades americanas y el de temporalidad más antigua para el género. Su característica más relevante es el tamaño pequeño comparado con el actual. De ahí que se le buscasen similitudes con el flamingo chileno, la especie

reciente más pequeño de esta familia. Hasta el momento, el taxón no ha sido cuestionado. Sin embargo, este había sido el único registro en México.

El segundo registro es el que se hace aquí. El ejemplar era conocido como la impresión de un “flamenco pequeño” de Tepexi y el interés se había concentrado en la impresión de huellas de mamíferos alrededor del mismo (Applegate *et al.*, 1984; Cabral-Perdomo, 1996), mas nunca se hizo un análisis formal del mismo. De la impresión se hizo una reproducción en positivo, la primera depositada en la colección y la segunda en exhibición en el Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Recientemente hice la revisión de ambos ejemplares, tomando las medidas sobre los elementos más reconocibles.

En la impresión, que tiene disposición anatómica, se observa claramente el cráneo con el pico característico de los flamencos así como el atlas y el axis unidos, además de los huesos del cráneo y de las extremidades anteriores y posteriores (Figura 5.12). La ulna y el radio se mostraban unidos, por lo que se midieron como un conjunto. No se pudo establecer lateralidad en cada hueso. No hay rastros de líneas epifisiarias, por que los restos parecen pertenecer a un organismo adulto.

Hacia el centro de la impresión hay una serie de elementos óseos no reconocibles en lo individual, muy posiblemente vértebras y costillas. En el extremo distal de un tibiotarso se observan sus falanges posteriores, mientras que el otro se encuentran perdidos por una pisada atribuida a un camélido.

Este ejemplar de acuerdo con el modelo tafonómico propuesto por Davis y Briggs (1998), se encuentra en la fase de desarticulación 3f/, que se caracteriza por la separación de las extremidades. En éste caso se han separado o perdido partes como son, del esqueleto axial: vértebras cervicales, torácicas y caudales, esternón, costillas; de la cintura pectoral: coracoides, escápula, fúrcula; de la cintura pélvica: sinsacro y pelvis; de las extremidades las partes distales: falanges carpales y tarsales, fémur. Dado que el origen de los sedimentos es de un cuerpo de agua, la explicación de esta pérdida puede atribuirse a dos causas principales



Figura 5.12. Ejemplar de flamenco de Tepexi de Rodríguez, identificado como *Phoenicopterus stocki*. Elementos reconocibles: 1, cráneo; 2, húmero; 3, ulna y radio; 4, carpometacarpo; 5, ulna y radio; 6, carpometacarpo; 7, tibiotarso; 8, tarsometatarso; 9, tarsometatarso; 10, tibiotarso. Escala = 10 cm.

no excluyentes: Una corriente somera, cuya fuerza sólo desplazó las piezas más ligeras, y el grado de enterramiento, que permitió la preservación y la cercanía de las piezas que se desarticularon. En éste caso, parece que no hay un efecto determinante de carroñeros, ya que eso hubiera implicado una desaparición más acelerada y mucho más movimiento de las demás piezas. Este último fenómeno se ha observado también en ambientes salobres, lo cuál nos da una evidencia indirecta del ambiente que existía y que sería congruente con la presencia de este flamenco. Tampoco se observa un fenómeno de pisoteo intenso.

pieza / medida	Tepexi	<i>P. stocki</i> (Miller, 1944)	<i>P. chilensis</i> m ± 2d.s (n)
<hr/>			
húmero			
Gl	141		190.62 ± 2.14 (4)
bd	19		22.75 ± 1.18 (4)
bp	22		33.27 ± 0.56 (4)
tibiotarso			
Gl	219, 221		265.8 ± 34.42 (6)
dd	15	16.2	17.55 ± 0.58 *
bd		12.9	15.5 ± 0.58 (6)
tarsometatarso			
Gl	176		252.3 ± 39.7 (8)
bp	14, 15		18 ± 1.2 (6)

Figura 5.13. Comparativo osteométrico del flamenco de Tepexi. Para este se utilizó el otro registro disponible de *Ph. stocki* y el del flamenco chileno, el más cercano por tamaño. Sólo se proporcionan las medidas completas y comparables. En negritas las medidas significativamente distintas al 95%, por lo que ejemplar es más pequeño que la especie actual.

La asignación a esta especie se hace con base a los criterios de proporción del ejemplar, medidas y geocronología. En cuanto a la primera, en Norteamérica sólo se han descrito dos especies fósiles pequeñas: *P. minutus* y *P. stocki*; la primera de ellas es del Pleistoceno tardío (Howard, 1955), mientras que la segunda se ubica en el Plioceno. Aplicando el criterio temporal, esta sería la más cercana al ejemplar de Tepexí. En cuanto a las medidas, se puede observar que el ejemplar

es significativamente más pequeño que con las muestras comparadas. Una proyección al 99% de las medidas disponibles, sugieren que el ejemplar de Tepexi incluso se encontraría entre los más pequeños de este taxón (Figura 5.13).

Dado que este ejemplar se ubica en el Blancano temprano, este es el registro más antiguo y más completo de un flamenco en América. Todo parece indicar que este linaje de flamencos de pequeño tamaño sobrevive desde el Mioceno tardío hasta el Pleistoceno en Norteamérica. En el futuro debieran precisarse las relaciones con las especies recientes de flamencos pequeños que habitan en África y Sudamérica.

Phoenicopterus ruber (= *copei*) Schufeldt, 1891

Localidad: Chimalhuacán (Brodkorb y Phillips, 1973).

Material referido: Un tibiotarso izquierdo, un fragmento distal de tarsometatarso izquierdo juvenil.

Temporalidad: Pleistoceno tardío.

Comentarios: Ver comentarios abajo.

Phoenicopterus ruber Linnaeus, 1758

Localidad: Chapala (Howard, 1969); Tepexpan (Corona-M. y Polaco, 2000); Tocuila (Corona-M., 1997; 2003b).

Material referido: De la primera, coracoides y falange posterior derecha; de la segunda, fragmento proximal de escápula derecha; de Tocuila, un húmero izquierdo incompleto y un fragmento proximal escápula izquierda.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) - Holoceno.

Comentarios: Respecto al flamenco fósil *P. copei*, Howard (1946, 1955) no encontraba características diagnósticas en el tarsometatarso para separar esta

especie de *Ph. ruber*, aunque en el tibiotarso sí encontraba algunos caracteres distintivos. Estos seguramente pueden ser explicables por la gran variabilidad que presentan estos organismos. De acuerdo con la Figura 5.14 se observa que la mayoría de las medidas forman parte de la variación de la especie actual.

pieza / medida	<i>P. copei</i> Chimalhuacán (1)	<i>P. ruber</i> Tocuila (2)	<i>P. copei</i> Manix Lake (1)	<i>P. copei</i> Fossil Lake (1)	<i>P. ruber</i> m ± 2d.t. (n)
húmero					
bp		36.6			34.81 ± 4.26 (7)
escapula					
Dic		16.45			20.9 ± 2.9 (10)
tibiotarso					
bd				17	16.79 ± 2.06 (11)
dd	22.5			20	20.2 ± 0.34 (4)
tarsometatarso					
bd	20.7		20.1, 22.1		19.69 ± 2.36 (18)
bp			19		18.77 ± 3.0 (10)

Figura 5.14. Comparativo osteométrico de ejemplares de flamencos fósiles y el flamenco rosado (*Ph. ruber*). No hay diferencias significativas entre la mayoría de las medidas, excepto la indicada en negrita. Fuente: 1, Brodkorb y Phillips, 1973; 2, Corona-M., 2003b.

En tal razón, es que se propone incluir a los ejemplares de Chimalhuacán con los de la especie actual (*Ph. ruber*). *P. copei*, es un nombre que sigue aplicado a ejemplares de Norteamérica. Sólo hasta que se haga un estudio formal de ellos podría proponerse la sinonimia respectiva. Mientras que los ejemplares de Tocuila y Tepexpan se habían asignado como tentativos, a partir de estos datos pueden ser considerados registros a nivel de especie.

ORDEN FALCONIFORMES

El registro fósil de este orden recoge la extinción de varios de sus taxones durante el Pleistoceno. En muchas ocasiones el carácter fragmentario impide hacer una determinación precisa de los restos. Este es un recuento de los que se han identificado al nivel de taxones supragénicos.

Hasta el nivel de orden se pudieron identificar una falange y un dedo posterior en la localidad de Rancho La Brisca, (Van Devender *et al.*, 1985). Al nivel de familia Accipitridae se tienen registros en Chapala y Tequixquiac (Howard, 1969), así como un carpometacarpo de Tlapacoya (Brodkorb y Phillips, 1986). Todos estos registros nos dan un rango temporal del Blancano al Rancholabreano, pero son registros más testimoniales que informativos.

FAMILIA ACCIPITRIDAE

Género *Wetmoregyps* L. Miller, 1928

Wetmoregyps daggetti (L. Miller) 1915

Material referido: Dos coracoides, un tarsometatarso.

Género *Neogyps* L. Miller, 1916

Neogyps errans L. Miller, 1916

Material referido: Siete huesos, que incluyen: ulna, fémur, tibia, coracoides y un cráneo

Género *Neophrontops* L. Miller, 1916

Neophrontops americanus L. Miller, 1916

Material referido: 27 huesos (incluye huesos del ala y coracoides).

Localidad: Cueva San Josecito (Miller, 1943).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano).

Comentarios: Estos representan los únicos registros en México de estos taxones extintos y a su vez los puntos más australes de su distribución. Los tres representan un estrecho vínculo con los buitres del Viejo Mundo, particularmente *Neophrontops*, que tiene más similitudes osteológicas con el alimoche (*Neophron*) que con otros accipitrinos. Dentro de este género se reconocen seis especies nominales, todas ellas del oeste de Norteamérica y que comprenden una temporalidad que va del Mioceno medio al Pleistoceno tardío. El género

Wetmoregyps sólo se conoce en el Pleistoceno de California y *Neogyps* en el Pleistoceno de California y Nevada (Brodkorb, 1964).

SUBFAMILIA ACCIPITRINAE

Género *Elanus* Savigny, 1809

Elanus leucurus (Desfontaines), 1789

Material referido: Un tarsometatarso.

Localidad: Cueva San Josecito (Miller, 1943).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Este es el único registro del milano cola blanca que tiene importantes poblaciones residentes en el norte y centro de México, excepto en los alrededores del Cinturón Volcánico Transverso.

Género *Circus* Lacépède, 1789

Circus cyaneus (=hudsonius) (Linnaeus), 1766

Localidad: Cueva San Josecito (Miller, 1943).

Material referido: 4 individuos al menos.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: El gavilán rastrero es un visitante invernal con amplia distribución en todo el territorio nacional. También se ha registrado para el Blancano de Florida (Emslie, 1998) y en diversas localidades del oeste de Norteamérica (Brodkorb, 1964). El género ha sido registrado en el Mioceno tardío - Plioceno temprano de Arizona (Bickart, 1990).

Género *Accipiter* Brisson 1760

Accipiter? bicolor (Vieillot), 1817

Localidad: Cueva Spukil (Fisher, 1953).

Material referido: Un fragmento distal de tibiotarso.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: El gavilán bicolor es residente en la costa desde el norte de Veracruz hasta la parte sur de la península de Yucatán.

Género *Asturina* Lacépède, 1789

Asturina (= *Buteo*) *nitida*

Localidad: Cueva San Josecito (Arroyo-Cabrales y Johnson, 1995).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano).

Comentarios: El aguililla gris tiene una distribución residente netamente neotropical, en ambas costas de México y hasta Centroamérica. Su registro en la Cueva puede indicar condiciones ambientales más húmedas en esa zona del Altiplano.

Género *Buteogallus* Lesson, 1830

Buteogallus fragilis (L. Miller), 1911

Localidad: San Marcos (Howard, 1969).

Material referido: Un fragmento proximal izquierdo de húmero.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano).

Comentarios: El género, con dos especies *B. urubitinga* y *B. anthracinus*, tiene actualmente una distribución residente netamente neotropical. Esta especie extinta al parecer se encuentra estrechamente relacionada con la especie actual *B. urubitinga*, y se ha registrado en el Pleistoceno de California y Nuevo México, así como en el Blancano de Florida (Brodkorb, 1964; Emslie, 1998).

Género *Parabuteo* Ridgway, 1874

Parabuteo unicinctus (Temminck), 1824

Localidad: Cueva San Josecito (Miller, 1943).

Material referido: Aproximadamente 20 huesos, sin especificar.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano).

Comentarios: La aguililla de Harris en la actualidad tiene poblaciones residentes en el norte de México y en una franja cercana a la costa del Pacífico. Es el único registro del Pleistoceno.

Género *Buteo* Lacépède, 1789

?*Buteo* sp. Lacépède, 1789

Localidad: Las Tunas (Miller, 1980).

Material referido: Fragmento proximal de fémur; fragmento medio de fémur; fragmento proximal de falange.

Temporalidad: Plioceno tardío (Blancano).

Comentarios: Se menciona que puede ser similar a *B. regalis*, especie que se ha registrado en la Cueva de San Josecito, pero debe verificarse la identificación.

Buteo jamaicensis (Gmelin), 1788

Localidad: Cueva San Josecito (Steadman *et al.*, 1994); Rancho La Amapola, El Cedral (Corona-M., 2002c, 2003a).

Material referido: En la primera, una falange anterior; en la segunda, un coracoides derecho, un fragmento distal de tibiotarso derecho.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Esta es una especie con poblaciones residentes y de amplia distribución en el territorio nacional. Se conoce desde el Blancano en Florida.

Buteo cf. *B. regalis* (Gray). 1844

Localidad: Cueva San Josecito (Arroyo-Cabrales y Johnson, 1995).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Se desconoce el material referido para la localidad. Esta especie es un visitante invernal en el Altiplano de México y norte de la Península de Baja California, también con registros aislados en el sur de la Península.

Género *Aquila* Brisson, 1760

cf. *Aquila* Brisson, 1760

Localidad: Cueva Jiménez (Messing, 1986).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Aquila chrysaetos (Linnaeus), 1758

Localidad: Cueva San Josecito (Miller, 1943); Tequixquiac (Howard, 1969).

Material referido: De la primera, aproximadamente 75 huesos (incluyendo huesos del ala, coracoides, fúrcula y rostro); de la segunda, dos huesos, sin especificar.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) - Holoceno.

Comentarios: El águila real tiene poblaciones residentes en el Altiplano de México y el norte de la Península de California. Tanto en su registro fósil como en la actualidad es el águila más grande del norte de México. En Norteamérica el género se ha registrado en varias localidades Plio y Pleistocénicas sin que se hubiesen descrito especies extintas válidas, tal vez sea la razón por la que se asignó una identificación tentativa al ejemplar de Cueva Jiménez.

Género *Spizaetus* Vieillot, 1816

cf. *Spizaetus* Vieillot, 1816

Localidad: Rancho La Brisca (Van Devender *et al.*, 1985).

Material referido: Fragmento medio-distal del metacarpal 2.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Se menciona que es más chico que *S. grinelli*, y es comparable con las especies recientes. Otros comentarios adelante.

Spizaetus grinelli (L. Miller), 1911

Localidad: Cueva San Josecito (Miller, 1943); Tequixquiac (Howard, 1969).

Material referido: De la primera, tarsometatarso y coracoides; de la segunda, fragmento distal izquierdo de tarsometatarso.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano).

Comentarios: Esta especie extinta se conoce del Plio-Pleistoceno de Florida y del Pleistoceno de California. Su gran tamaño es una de sus características, ya que es mayor que las dos especies recientes (*S. ornatus* y *S. tyrannus*). Se han descrito otras tres especies para el Pleistoceno (Brodkorb, 1964; Emslie, 1998).

Actualmente, el género tiene componentes de una distribución neotropical, por la costa Atlántica de Centroamérica hasta cubrir la mayoría de la península yucateca y el norte de Veracruz, penetrando al Altiplano por la vertiente interna de la Sierra Madre Oriental. En la costa del Pacífico presenta parches o registros aislados. En suma, parece que su distribución en el Plioceno final y a lo largo del Pleistoceno fue netamente neotropical, por lo que todos los registros de México serían congruentes.

FAMILIA FALCONIDAE

Género *Caracara* Vieillot, 1816

Caracara cheriway (= *prelutosus*) (Miller), 1777

Localidad: Cueva San Josecito (Miller, 1943); Tequixquiac (Howard, 1969).

Material referido: De la primera, sólo se señala que es “muy abundante”; de la segunda, un húmero incompleto.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: De amplia distribución en el centro y sur de México, mientras que en el norte se distribuye por ambas costas. Se conoce también para el Plioceno y Pleistoceno de Florida (Emslie, 1998).

Género *Falco* Linnaeus, 1758

Localidad: Cueva San Josecito (Arroyo y Johnson, 1995); Tlapacoya (Brodkorb y Phillips, 1986).

Material: En ambos casos se desconoce.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: De los halcones verdaderos se registran siete especies. El género abarca todo el territorio nacional, ya sea con poblaciones residentes o migratorias. La identificación debe de precisarse.

Falco sparverius Linnaeus, 1758

Localidad: Cueva San Josecito, colecta 1 (Miller, 1943) y colecta 2 (Steadman *et al.*, 1994); Cueva Jiménez (Messing, 1986).

Material referido: De la primera, se refieren “17 huesos”; de la segunda, un carpometacarpo, un tarsometatarso y un tibiotarso. De la tercera, se desconoce.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: El cernícalo americano se distribuye como residente por el Altiplano de México, y en el resto del territorio, como migrante invernal. Se le conoce desde el Plioceno de Norteamérica (Emslie 1998).

Falco mexicanus Schlegel, 1851

Localidad: Cueva San Josecito (Miller, 1943); Tlapacoya (Brodkorb y Phillips, 1986).

Material referido: De la primera se mencionan 40 huesos; de la segunda, se desconoce.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: El halcón mexicano o pradeño se distribuye como residente por el Altiplano de México hasta una franja alrededor de latitud 25° N, que abarca el norte de Durango, Zacatecas y San Luis Potosí. Mientras que su presencia como migrante invernal se ve limitada por el Cinturón Volcánico Transverso. El registro de Tlapacoya es ligeramente más austral que el límite de su distribución actual.

ORDEN GRUIFORMES

FAMILIA RALLIDAE

Hasta el nivel de familia se han identificado restos en Chapala (Howard, 1969) y Tlapacoya (Brodkorb y Phillips, 1986). Este grupo de aves acuáticas tiene varios grupos de amplia distribución, por lo que estos registros son poco informativos.

Género *Rallus* Linnaeus, 1758

Rallus (= *Epirallus*) cf. (*R. elegans* / *longirostris*)

Localidad: Cueva San Josecito (Miller, 1943).

Material referido: Un tarsometatarso.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Originalmente, fue descrito como la especie extinta *Epirallus natator*, sin embargo Olson (1974) la reasigna al mostrar que pertenecen a un complejo formado por las especies *R. elegans* y *R. longirostris*, que poco se pueden distinguir al nivel osteológico. Aunque Emslie (1998) señala que generalmente los elementos esqueléticos de la primera son más grandes, también confirma que estas especies no son distinguibles en sus huesos poscraneales.

Este problema de identificación se reconoce también en las especies actuales. Se considera que el rascón real (*R. elegans*) se distribuye como residente en el área

del Cinturón Volcánico Transverso. Mientras que el rascón picudo (*R. longirostris*) también lo es en las costas, principalmente del Pacífico. En todo caso, su presencia en el Altiplano es un tanto atípica, de acuerdo con los datos actuales. Este grupo se ha identificado en el Plioceno de Florida (Emslie, 1998), mientras que el género se conoce desde el Mioceno tardío (Bickart, 1990).

Rallus limicola Vieillot, 1819

Localidad: Cueva San Josecito (Steadman *et al.*, 1994).

Material referido: Dos tarsometatarsos.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: El rascón de Virginia es un visitante invernal de amplia distribución por todo el norte de México hasta el Cinturón Volcánico Transverso, con poblaciones residentes en Centroamérica. El taxón también se ha identificado en el Plioceno de Florida.

Género *Fulica* Linnaeus, 1758

Fulica americana Gmelin, 1789

Localidad: Cueva San Josecito (Miller, 1943); Chimalhuacán (Brodkorb y Phillips, 1973); Cueva Jiménez (Messing, 1986).

Material referido: De la primera, dos tarsometatarsos; de la segunda, una ulna izquierda y de la tercera, se desconoce.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) - Holoceno.

Comentarios: La gallareta es de amplia distribución como residente por el Altiplano de México hasta el Cinturón Volcánico Transverso y se extiende hacia parte de Centroamérica. En el resto del territorio se encuentra como migrante invernal. Este taxón también se conoce desde el Plioceno (Emslie, 1998).

FAMILIA GRUIDAE

Género *Grus* Pallas, 1766

Grus canadensis? (Linnaeus), 1758

Localidad: Lago de Texcoco (Martín del Campo, 1944).

Material referido: 10 huevos.

Temporalidad: Holoceno temprano.

Comentarios: La grulla canadiense es la que tiene mayor penetración en el territorio nacional, principalmente como migrante invernal en la franja oeste del Altiplano y algunos registros accidentales o aislados en grandes cuerpos de agua continentales.

ORDEN CHARADRIIFORMES

FAMILIA BURHINIDAE

Género *Burhinus* Illiger, 1811

Burhinus cf. *B. bistriatus* (Wagler), 1829

Localidad: Cueva San Josecito (Miller, 1943; Steadman *et al.*, 1994).

Material referido: Un fragmento de tarsometatarso.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: En la referencia original aparece como “vadeador indeterminado (ca. *Europyga*)”, reidentificado posteriormente. El alcaraván americano es un ave residente en la costa Atlántica, desde el centro de Veracruz al sureste y en la costa del Pacífico, desde Oaxaca hasta Sudamérica, con registros aislados y accidentales en la costa este. Habita en pastizales, por lo que su registro puede indicar una reducción de su distribución.

FAMILIA CHARADRIIDAE

Género *Pluvialis* Brisson, 1760

Pluvialis sp. Brisson, 1760

Localidad: Cueva San Josecito (Arroyo-Cabrales y Johnson, 1995).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano).

Comentarios: Los chorlos, particularmente el dorado americano (*P. dominica*) es un visitante no reproductor con amplia distribución en México, mientras que el chorlo gris (*P. squatarola*) es un visitante invernal de las costas.

Género *Charadrius* Linnaeus, 1758

Charadrius vociferus Linnaeus, 1758

Localidad: Cueva Jiménez (Messing, 1986).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: El chorlito tildío es de amplia distribución, residente en el norte y el Altiplano de México, visitante invernal en el resto del país y hasta Centroamérica. El género se conoce desde el Mioceno tardío hasta el Pleistoceno de Norteamérica (Bickart, 1990).

FAMILIA RECURVIROSTRIDAE

Género *Recurvirostra* Linnaeus, 1758

Recurvirostra americana Gmelin, 1789

Localidad: Chimalhuacán (Brodkorb y Phillips, 1973).

Material referido: Un húmero derecho incompleto.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: La avoceta tiene una amplia distribución en México, particularmente en el centro de México es residente. El género se conoce desde el Mioceno tardío hasta el Pleistoceno de Norteamérica (Bickart, 1990).

FAMILIA SCOLOPACIDAE

Género *Tringa* Linnaeus, 1758

Tringa melanoleuca (Gmelin), 1789

Localidad: Rancho La Amapola, El Cedral (Corona-M., 2002c, 2003a).

Material referido: Un fragmento proximal de húmero izquierdo, fragmento distal de húmero derecho, dos fragmentos distales de ulna izquierda.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: El género tiene amplia distribución en México. La pata amarilla mayor es uno de los visitantes invernales más comunes. El género se conoce desde el Mioceno tardío en Norteamérica (Bickart, 1990).

Género *Numenius* Brisson, 1760

Numenius (= *Palnumenius*) cf. *N. americanus* Bechstein, 1812

Material referido: un tarsometatarso.

Localidad: Cueva San Josecito (Miller, 1943).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Originalmente descrito como la especie extinta *Palnumenius victima*. Posteriormente es reasignado en el taxón reciente por Olson (1984). El zarapito pico-largo es un visitante invernal desde el norte hasta el Cinturón Volcánico Transverso.

Género *Calidris* Merrem, 1804

Erolia (= *Calidris*) (?) Merrem, 1804

Localidad: Yepómera (Howard, 1966).

Material referido: Fragmento distal de ulna.

Temporalidad: Plioceno medio (Blancano) - Holoceno.

Calidris fuscicollis (Vieillot), 1819

Localidad: Cantera de Jocotepec (Álvarez, 1977).

Material referido: Una ulna izquierda.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: El género de los playeros actualmente tiene 10 especies que se registran en México, de ellas cinco son visitantes con amplia distribución en el área continental. Sin embargo el playerito cola blanca (*C. fuscicollis*) no es uno de ellos, ya que se registra como visitante en la costa del Atlántico.

El registro de este taxón debe verse con reserva, ya que los escolopácidos pequeños (*Calidris*, *Actitis*, *Phalaropus*) son prácticamente indistinguibles por osteología poscraneal. El género se registra desde el Mioceno medio (Bickart, 1990).

Género *Gallinago* Brisson, 1760

Gallinago gallinago (Linnaeus), 1758

Localidad: Rancho La Amapola, El Cedral (Corona-M., 2002c, 2003a).

Material referido: Fragmento distal de fémur derecho.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: La agachona es un visitante invernal común en todo México. La especie se registra desde el Blancano en Norteamérica (Emslie, 1998) y único registro para el Pleistoceno de México.

Género *Scolopax* Linnaeus, 1758

Scolopax minor Gmelin, 1789

Localidad: Cueva San Josecito (Steadman *et al.*, 1994).

Material referido: Un carpometacarpo y un tibiotarso.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: La chocha americana tiene sólo algunos registros accidentales en México, en el este de Tamaulipas, mientras que en Norteamérica su distribución cubre la parte este. La especie se conoce desde el Blancano de Florida (Emslie, 1998). Este registro puede indicar una antigua distribución más amplia.

FAMILIA LARIDAE

Género *Larus* Linnaeus, 1758

Larus sp. Linnaeus, 1758

Localidad: Cueva Jiménez (Messing, 1986).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: De las gaviotas, 21 especies se registran actualmente en México. Sin embargo, al nivel de género son indistinguibles en el plano osteológico. El taxón se conoce con certeza desde el Plioceno temprano de Norteamérica (Bickart, 1990; Chandler, 1990).

FAMILIA ALCIDAE

La historia fósil de las alcas se conoce a partir de miles de restos obtenidos en yacimientos de Norteamérica que datan del Mioceno, sin embargo, mucho de este material se mantiene sin estudiar (Olson, 1985). En México hay registros de esta familia desde el Mioceno tardío, en la localidad de Isla Cedros (Howard, 1971; Barnes, 1992) donde se identifican al menos cuatro grupos bien definidos. El grupo extinto de alcas no-voladoras (Mancallini), muy similares al género *Pinguinus* en sus habilidades de impulsarse con el ala para bucear, son las aves marinas extintas más abundantes y bien conocidas (Olson, 1985). También están aquellos que tienen representantes actuales como las alcitas (Fratculini: *Cerorhinca*) y un mérgulo pequeño.

Género *Synthliboramphus* Brandt, 1837

Synthliboramphus (= *Endomichura*) cf. *S. hypoleuca* (Xántus de Vesey),
1860

Localidad: Isla Guadalupe (Hubbs y Jehl, 1976).

Material referido: Un coracoides sin fragmento proximal.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rabcholabreano).

Comentarios: El mérgulo (*S. hypoleuca*) se distribuye actualmente en la costa oeste de la Península de Baja California. Este registro fósil es congruente también con su actual rango de distribución. El registro del género en México inicia desde fines del Terciario.

ORDEN COLUMBIFORMES

FAMILIA COLUMBIDAE

Género *Patagioenas* Reichenbach, 1852

Patagioenas (= *Columba*) *flavirostris* (Wagler), 1831

Localidad: Cueva Spukil (Fisher, 1953).

Material referido: Un tarsometatarso completo.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: La paloma morada actualmente tiene una distribución residente netamente neotropical, que incluye toda la Península de Yucatán y llega hasta Centroamérica. Su registro en el Pleistoceno sugiere que su área geográfica no ha sufrido modificaciones importantes.

Patagioenas (= *Columba*) *fasciata* (Say), 1823

Localidad: Cueva San Josecito: colecta 1 (Miller, 1943), colecta 2 (Steadman *et al.*, 1994); Barranca Seca (Brodkorb, 1962).

Material referido: De la primera, nueve huesos (incluye húmero, carpometacarpo, tarsometatarso); de la segunda, un tarsometatarso; de la tercera: un coracoides izquierdo.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: La paloma encinera también tiene una amplia distribución como residente, excepto en la costa del Atlántico y en la Península de Yucatán, aunque se extiende hacia Centroamérica. Todas las localidades con restos fósiles se encuentran dentro de los límites de este rango. Esta especie se conoce en el Pleistoceno tardío de Norteamérica y es muy similar a la actual, mientras que la familia se registra desde el Mioceno (Emslie, 1998).

Género *Zenaida* Bonaparte, 1838

Zenaida macroura (Linnaeus), 1758

Localidad: Cueva San Josecito (Miller, 1943); Barranca Seca (Brodkorb, 1962).

Material referido: De la primera, un tarsometatarso y dos carpometacarpos; de la segunda, un fragmento de tibiotarso izquierdo.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: La paloma huilota es de amplia distribución desde el norte de México hasta la Depresión del Balsas, excepto la costa Atlántica y hacia Centroamérica, que es un territorio utilizado en la migración invernal. Esta especie se conoce ampliamente en el Pleistoceno de Norteamérica (Brodkorb, 1971). Recientemente se han hallado restos de este taxón en el Plioceno (Emslie, 1998).

Género *Columbina* Spix, 1825

Columbina talpacoti (Temminck), 1811

Localidad: Cueva Spukil (Fisher, 1953).

Material referido: Un tarsometatarso, un húmero incompleto.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: La tórtola rojiza tiene una distribución residente neotropical, en la que se incluye la Península de Yucatán. Este es el único registro conocido para el Pleistoceno.

Género *Leptotila* Swainson, 1837

Leptotila verreauxi Bonaparte, 1855

Localidad: Cueva Spukil (Fisher, 1953).

Material referido: Un tarsometatarso.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: La paloma arroyera también tiene este patrón de distribución neotropical e incluye parte del Cinturón Volcánico Transverso y la Península de Yucatán. No se conoce otro registro fósil para esta especie.

ORDEN PSITTACIFORMES

FAMILIA PSITTACIDAE

Género *Rhynchopsitta* Bonaparte, 1854

Rhynchopsitta phillipsi Rea, 1997

Localidad: Cueva San Josecito (Rea, 1997).

Material referido: Un rostro, dos húmeros izquierdos, un húmero derecho, un húmero izquierdo incompleto, un carpometacarpo derecho.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano).

Rhynchopsitta pachyrhyncha (Swainson) 1827

Localidad: Cueva San Josecito (Miller, 1943; Rea 1997).

Material referido: Originalmente se mencionaba “menos de nueve ejemplares (incluyendo húmero, ulna, carpometacarpo, fémur, rostro)”. En la segunda, húmero derecho, ulna derecha, ulna derecha incompleta; carpometacarpo incompleto; carpometacarpo izquierdo; fémur derecho.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Rhynchopsitta terrisi Moore 1947

Localidad: Cueva San Josecito (Arroyo-Cabral y Johnson, 1995; Rea, 1997).

Material referido: En la primera referencia no se precisa; en el segundo autor, rostro, húmero izquierdo, húmero derecho.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentario general: Estos registros fósiles de las cotorras serranas son los únicos y son sumamente interesantes desde la perspectiva biogeográfica puesto que las dos especies recientes son endémicas y se localizan en las caras internas de ambas Sierras Madre, la Occidental y la Oriental. La cotorra occidental (*R. pachyrhyncha*) presenta una distribución más amplia, que abarca desde Sonora hasta Jalisco, mientras que la cotorra oriental (*R. terrisi*) sólo se distribuye en un parche al sur de Nuevo León y Tamaulipas. La oriental es ligeramente más grande que la occidental, sin embargo, no se han sistematizado las diferencias que pueden existir en el plano osteológico, aunque es previsible que sean casi similares.

La presencia de estas especies, y particularmente de la cotorra occidental, indica una distribución pretérita más amplia, aspecto que se abordará con más detalle en el capítulo sobre aspectos biogeográficos.

La especie fósil (*Rhynchopsitta phillipsi*), en este caso, surge a partir de una revisión del material reportado de manera insuficiente y parece representar una

variante de la población, aunque Rea (1997) considera que era una especie simpátrica de la cotorra oriental.

La cotorra occidental tiende a ser especialista en el consumo de semillas de pino y requiere de bosques de pinos maduros para tener hoyos donde anidar. Se piensa que un componente de la disminución de sus poblaciones se debió a la estrecha relación que guardaba con el extinto carpintero imperial (*Campephilus imperialis*), pues este hacía las cavidades que aquella podía ocupar como nidos (Elphick *et al.*, 2001).

Género *Amazona* Lesson, 1830

?*Amazona* Lesson, 1830

Localidad: Cueva Spukil (Fisher, 1953).

Material referido: Dos húmeros incompletos, dos carpometacarpos incompletos; coracoides incompleto; tarsometatarso incompleto.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: A pesar de la gran diversidad actual de loros en el género *Amazona* en México, sólo existe este registro. Aunque tal vez en el plano osteológico sean muy similares y el tamaño sea un elemento que ayude a la asignación. En la referencia se indica que el tamaño del espécimen está entre *Amazona* y *Pionus*, es decir de un tamaño intermedio.

ORDEN CUCULIFORMES

FAMILIA CUCULIDAE

Género *Geococcyx* Wagler, 1831

Geococcyx californianus (Lesson), 1829

Localidad: Cueva San Josecito, colecta 1 (Miller, 1943), colecta 2 (Steadman *et al.*, 1994); Cueva Jiménez (Messing, 1986); Rancho La Amapola, El Cedral (Corona-M., 2002c, 2003a).

Material referido: De la primera se mencionan “40 huesos, incluyendo los del ala”; de la segunda, un húmero, de Cueva Jiménez, se desconoce y de la última, un fragmento distal de tibiotarso derecho.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: El correcaminos mayor es un ave residente con amplia distribución en el Altiplano de México y el norte del país, incluyendo la Península de Baja California. Se conoce ampliamente en el Pleistoceno de Norteamérica (Brodkorb, 1971; Carpenter y Mead, 2003).

Howard (1931) describió la especie *G. conkingli* para el Pleistoceno postulando que era más grande que la actual. Posteriormente se estableció que estos eran cambios ecomorfológicos y que dichos ejemplares podían ser asignados a la especie actual *Geococcyx californianus* (Harris y Crews, 1983), opinión que se comparte en el presente estudio.

El único ejemplar del que se poseen medidas es el del Cedral y la única comparable es el ancho distal (Bd: 7.6 mm) que se encuentran dentro del rango de la especie actual (Bd= 7.4 mm \pm 0.7, n = 48, basado en datos de Howard, 1931).

ORDEN STRIGIFORMES

FAMILIA TYTONIDAE

Género *Tyto* Billberg, 1828

Tyto alba (Scopoli), 1760

Localidad: Cueva San Josecito (Miller, 1943); Tlapacoya (Brodkorb y Phillips, 1986).

Material referido: De la primera “95 huesos”, de la segunda, un tarsometatarso.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: La lechuza común es una especie residente de amplia distribución en todo el país. Dado que es una especie cosmopolita, es interesante anotar que el género se registra desde el Mioceno medio en Europa, y sus registros en el Cuaternario muestran una gran variabilidad de tamaño, particularmente en islas (Olson, 1985). En Norteamérica, esta especie se conoce desde el Plioceno (Emslie, 1998).

No obstante sus grandes poblaciones y que varias localidades del Cuaternario en México son cuevas, no existe un registro más amplio de esta especie.

FAMILIA STRIGIDAE

Género *Otus* Pennant, 1769

Otus flammeolus (Kaup), 1853

Localidad: Cueva San Josecito (Miller, 1943).

Material referido: 12 huesos.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano).

Comentarios: El tecolote flameado se distribuye en distintas áreas del Altiplano de México, sea como residente o visitante. Actualmente en el área de la localidad es un visitante invernal.

Género *Megascops* Kaup, 1848

Megascops (= *Otus*) *asio/kennicotti*

Localidad: Cueva San Josecito, colecta 1 (Miller, 1943), colecta 2 (Steadman *et al.*, 1994).

Material referido: De la primera se desconoce, de la segunda, húmero, falange posterior, tarsometatarso, coracoides.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Para aspectos de fauna pretéritas es preferible contemplar *Megascops asio* y *M. kennicotti* como un complejo, puesto que se consideran especies incipientes y sin muchas diferencias osteológicas. Hasta la década de los 80 se reconocía como una sola especie (*Otus asio*) con varias subespecies (Friedmann *et al.*, 1950; A.O.U., 1998, 2000). Este complejo ocupa el norte y el Altiplano de México como residente.

Megascops (=Otus) trichopsis (Wagler), 1832

Localidad: Cueva San Josecito (Miller, 1943).

Material referido: Seis huesos.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano).

Comentarios: El tecolote bigotudo también es residente en las caras continentales de ambas Sierras Madre y en el centro de México, excepto en el Cinturón Volcánico Transverso. Su distribución se extiende hacia Centroamérica. No se conoce otro registro fósil.

Género *Bubo* Duméril, 1806

Bubo sp. Duméril, 1806

Localidad: Cueva San Josecito (Miller, 1943); El Golfo de Santa Clara (Shaw, 1981).

Material referido: De la primera, fragmento de tarsometatarso; de la segunda, fragmento proximal de ulna derecha.

Temporalidad: Pleistoceno medio (Irvingtoniano) – Holoceno.

Comentarios: El ejemplar de la Cueva de San Josecito se considera una especie no descrita, distinta de la actual, sin mayores especificaciones. Mientras que el del Golfo de Santa Clara se reporta como similar a la especie actual y en tamaño dentro del rango de variación de los ejemplares de Rancho La Brea.

Bubo virginianus (Gmelin), 1788

Localidad: Cueva San Josecito (Miller, 1943); Cueva Jiménez (Messing, 1986).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Material referido: De la primera, “varios cientos de huesos”; de la segunda se desconocen.

Comentarios: El búho cornudo es de amplia distribución residente en México. Su gran variabilidad se encuentra bien establecida, tanto en ejemplares de Rancho La Brea, como en ejemplares recientes (Husband, 1924). Considerando su amplio rango geográfico y su gran variación de tamaño, es probable que los ejemplares antes citados y registrados hasta género puedan reubicarse dentro de esta especie. Esta se conoce desde el Plioceno en Florida (Emslie, 1998).

Género *Glaucidium* Boie, 1826

Glaucidium gnoma (?) Wagler, 1832

Localidad: Cueva San Josecito (Miller, 1943).

Material referido: Dos tibiotarsos.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano)- Holoceno.

Comentarios: El tecolotito serrano tiene una taxonomía compleja. Recientemente se tienden a diferenciar por su llamados las poblaciones que habitan la costa del Pacífico y las del Altiplano. En este estudio se considera la opción tradicional de ubicarla en una sola especie residente de amplia distribución. No se tiene conocimiento de otros registros fósiles en Norteamérica.

Género *Michratene* Coues, 1866

Michratene cf. *M. whitneyi* (Cooper), 1861

Localidad: Cueva San Josecito (Arroyo-Cabrales y Johnson, 1995).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: El tecolotito enano es principalmente un migrante en diversas épocas del año, ocupando el norte y centro de México. No se conocen otros registros fósiles.

Género *Athene* Gloger, 1841

Athene (= *Speotyto*) *cunicularia* Molina, 1782

Localidad: Cueva Spukil (Fisher, 1953); Cueva Jiménez (Messing, 1986).

Material referido: De la primera, fragmento proximal de tarsometatarso. De la segunda se desconocen.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Esta especie es residente en el norte y gran parte del Altiplano. En el resto del territorio y hasta Centroamérica es visitante invernal. Esta especie se ha registrado en el Plioceno de Norteamérica (Emslie, 1998).

Género *Ciccaba* Wagler, 1832

Ciccaba virgata (Cassin), 1849

Localidad: Cueva San Josecito (Miller, 1943).

Material referido: Se reportan como “aproximadamente 20 huesos, que incluye tarsometatarsos”.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: El búho café es una especie residente con una distribución típica en el Neotrópico. No se conocen otros registros fósiles.

Género *Strix* Linnaeus, 1758

Strix brea Howard 1933

Localidad: Rancho La Brisca (Rea, 1980; Van Devender *et al.*, 1985).

Material referido: Un tarsometatarso izquierdo incompleto.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano).

Comentarios: Esta especie es descrita en base a su elevada talla, como más grande que el búho barrado (*Strix varia*) y el búho manchado (*S. occidentalis*). Sin embargo, este búho no fue comparado con la especie más grande conocida, el gran búho gris (*S. nebulosa*), pues en aquel momento se encontraba ubicada en otro género (Feduccia, 1999). Dado que el criterio para diferenciarlo fue el tamaño, como se ha señalado en otros casos, no sería raro que en el futuro esta especie fuese reasignada a una especie actual.

Strix occidentalis (Xántus de Vesey), 1860

Localidad: Cueva San Josecito (Miller, 1943).

Material referido: 43 huesos.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Esta especie se distribuye como residente en las caras continentales de ambas sierras, aunque su área de distribución es menor en la parte oriental. El género se registra desde el Mioceno (Hemingfordiano) en Norteamérica (Olson, 1985).

Género *Asio* Brisson, 1760

Asio wilsonianus (= *otus*) (Linnaeus), 1758

Localidad: Cueva San Josecito: 1, (Miller, 1943); 2, (Steadman *et al.*, 1994).

Material referido: De la primera, se indica “aproximadamente 100 huesos (incluye tarsometatarso, tibiotarso, fémur, coracoides)”; de la segunda, tres coracoides, dos falanges posteriores, un tarsometatarso y una vértebra.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Asio flammeus Pantoppidan, 1763

Localidad: Cueva Spukil (Fisher, 1953); Cueva San Josecito (Steadman *et al.*, 1994).

Material referido: De la primera, fragmento proximal de tarsometatarso; de la segunda, una ulna.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentario general: Los búhos orejados son representantes holárticos de amplia distribución como migrantes invernales. El género se ha registrado para el Plioceno de Norteamérica (Emslie, 1998).

Género *Aegolius* Kaup, 1829

Aegolius acadicus (Gmelin), 1788

Localidad: Cueva San Josecito (Miller, 1943).

Material referido: Cinco tarsometatarsos, dos tibiotarsos; un húmero, una ulna.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: El tecolote abetero es una especie residente en las caras internas de las Sierras hasta el Cinturón Volcánico Transverso. Prácticamente en Nuevo León sólo ocupa un parche. La especie también se conoce en el Pleistoceno de Norteamérica (Emslie, 1998).

ORDEN CAPRIMULGIFORMES

FAMILIA CAPRIMULGIDAE

Género *Chordeiles* Swainson, 1832

Chordeiles minor (Forster), 1771

Localidad: Cueva Jiménez (Messing, 1986).

Material referido: Se desconoce.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: El chotacabras mayor es de amplia distribución en el país, como migrante.

Género *Phalaenoptilus* Ridgway, 1880

Phalaenoptilus nuttallii (Audobon), 1844

Localidad: Cueva San Josecito: 1, (Miller, 1943); 2, (Steadman *et al.*, 1994).

Material referido: Dos húmeros, uno de cada colecta.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: La pachacua norteña es propia de ambientes áridos. Reside en el Norte y el Altiplano de México. No se conoce otro registro fósil para esta especie.

ORDEN PICIFORMES

FAMILIA PICIDAE

Género *Colaptes* Vigors, 1826

cf. *Colaptes* Vigors, 1826

Localidad: Cueva Jiménez (Messing, 1986).

Colaptes cf. *chrysoides* Malherbe, 1852

Localidad: Cueva San Josecito (Miller, 1943).

Material referido: Un húmero.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: El carpintero collarejo es propio de regiones templadas, sin embargo la sistemática de este género tiene una historia compleja. En esta especie se reconocen al menos tres grupos diferentes, que antiguamente se consideraba cada una o en combinación, como especies distintas, con sus respectivos cambios

nominales. Estos grupos corresponden a distribución geográfica, cambios de coloración, o a su fenología.

Para efectos de identificación osteológica, dado que son grupos muy cercanos, y que no hay diferencias morfológicas, una solución razonable es asignar los fósiles al “complejo *chrysoides*”.

ORDEN PASSERIFORMES

Este orden agrupa casi el 60% de las aves actuales. El número varía dependiendo del autor y la sistemática usada. Se considera uno de los grupos más exitosos del Terciario, y por ende con una gran diversificación, dando como resultado que la demarcación entre sus taxones sea muy tenue. Ello se expresa en una sistemática de flujo constante, como se puede ver en el recuento que hacen Sibley y Ahlquist (1990).

A pesar de su diversidad y abundancia actual, el registro fósil es muy escaso. Aunque también hay una falta de atención derivada de la dificultad de identificar los restos dada la extrema uniformidad morfológica del grupo. Sin embargo, Olson (*apud* Feduccia, 1999) considera que dentro de los Passeriformes cada uno de los principales huesos poscraneales tiene una morfología distintiva y característica que permite identificarlo como un grupo, independientemente del tamaño, la posición en el orden, o sus adaptaciones locomotoras. De hecho, se han efectuado intentos por construir una diferenciación dentro del orden en diversos momentos, aunque tal vez uno de los huesos que tradicionalmente se ha considerado más diagnóstico para la identificación sea el húmero (Bock, 1962; Hamon, 1964).

La literatura donde se analiza la osteología, completa o de algún carácter, dentro de este orden ha crecido paulatinamente, llegando a elaborar trabajos más complejos, como el análisis comparativo de diversas familias (Moreno, 1985,1986,1987), el análisis filogenético de un grupo de fringílicos basado en la

osteología de ejemplares fósiles y recientes (James, 2004), o la búsqueda de los grupos originarios de este grupo (Manegold *et al.*, 2004).

Estos trabajos nos muestran una tendencia positiva para identificar los restos de este grupo, que antaño se consideraban sin mayores posibilidades que una asignación al nivel de orden. Sin embargo, las identificaciones precisas, y en particular, al nivel de especie, suelen ser poco comunes, en tanto depende del criterio que se utilice, de los materiales de comparación utilizados, del grado de conocimiento anatómico que se haya alcanzado en cada grupo, o del alcance de la contribución que se quiera hacer.

En el caso del registro mexicano, en algunas localidades sólo se han llegado a determinar como passeriformes, y en el mejor de los casos asignarlas a una categoría de tamaño, como por ejemplo en Tequixquiac y Chapala (Howard, 1969), en la Cueva de San Josecito, donde Miller (1943) señala que son algunos huesos, mientras que Steadman *et al.* (1994) reportan más de 60 huesos sin ninguna determinación adicional. Igualmente, en la Cueva La Presita (Corona-M. y Polaco 1999; Corona-M. 2003a) se asignaron ocho huesos al nivel de orden. Sería deseable en un futuro el reestudio de estos materiales e intentar su identificación.

FAMILIA CORVIDAE

Género *Cyanocorax* Boie, 1826

Cyanocorax cyanomelas Vieillot, 1818

Localidad: Cueva Spukil (Fisher, 1953).

Material referido: Un fragmento de tarsometatarso.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: El registro de la urraca morada es uno de los más interesantes de este grupo. Esta especie actualmente se distribuye en zonas tropicales y

subtropicales de Perú, Bolivia, Paraguay, Brasil y Argentina (Meyer de Schauensee, 1982; Remsen *et al.*, 2005).

Su registro puede indicar una invasión no exitosa de esta especie tropical hacia el norte. No se conoce otro registro fósil de esta especie, ni en Norteamérica, ni en Sudamérica. También deberán evaluarse las consideraciones taxonómicas actuales, pues algunos autores plantean que esta especie junto con *C. caeruleus*, *C. violaceus* y *C. cristatellus* pueden formar una superespecie (Remsen *et al.*, 2005). Mientras que otros consideran que sólo lo hacen las dos primeras (Sibley y Ahlquist, 1990).

Género *Aphelocoma* Cabanis 1851

Aphelocoma coerulescens (Bosc) 1795

Localidad: Cueva San Josecito (Steadman *et al.*, 1994).

Material referido: Un tarsometatarso.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Aphelocoma ultramarina (Bonaparte) 1825

Localidad: Rancho La Amapola, El Cedral (Corona-M., 2002c; 2003).

Material referido: Un fémur derecho incompleto, fragmento medio distal de húmero izquierdo (Figura 5.15).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Estos son los únicos registros de estos córvidos medianos, llamados charas sin cresta. Ambas son aves residentes y ocupan gran parte del Altiplano de México, hasta el Cinturón Volcánico Transverso y la Depresión del Balsas. La chara azuleja (*A. coerulescens*) se encuentra en matorrales y bosques de coníferas abiertos. Mientras la chara pechigris o mexicana (*A. ultramarina*), en bosques de encino o de pino-encino, juníperos, chaparral y raramente en bosques

riparios de tierra baja. La chara azuleja se conoce en el Plioceno de Florida (Emslie, 1998). Recientemente se ha tratado de modelar la distribución del género durante el Pleistoceno, concluyendo que su diversificación debe ser más antigua de lo que se ha supuesto (Peterson *et al.*, 2004).

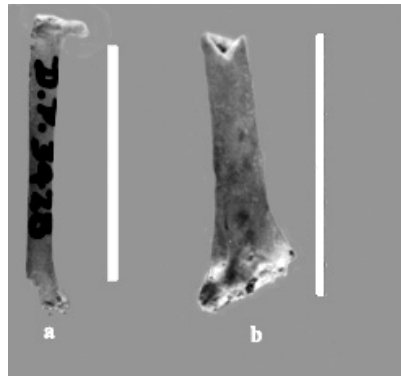


Figura 5.15. Ejemplares de la chara mexicana (*Aphelocoma ultramarina*), identificados en El Cedral. a) fragmento de fémur; b) fragmento de húmero. Escala a 2 cm.

Género *Gymnorhinus* Wied 1841

Gymnorhinus cyanocephalus Wied 1841

Localidad: Cueva San Josecito (Steadman *et al.*, 1994).

Material referido: Un húmero.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: La chara piñonera actualmente se encuentra como residente en Baja California Norte, pues la mayor parte de su población radica en el oeste de Norteamérica. Este registro sugiere un rango de distribución antiguo más amplio.

Género *Corvus* Linnaeus, 1758

Corvus corax Linnaeus, 1758

Localidad: Cueva Jiménez (Messing, 1986); Tlapacoya (Brodkorb y Phillips, 1986); Cueva San Josecito 1 (Miller, 1943); Cueva San Josecito 2 (Steadman *et al.*, 1994).

Material referido: De las dos primeras se desconoce, de la tercera se indica “más de la mitad de los huesos” colectados; de la última, un tibiotarso.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Esta especie holártica es de amplia distribución residente en el país, ocupando prácticamente todos los ambientes. Dentro de este género se han descrito varias especies fósiles, aunque algunas de ellas se han reasignado a las especies actuales (Olson, 1985). El género se registra desde el Mioceno (Bickart, 1990) y el cuervo común es bien conocido en el Pleistoceno de Norteamérica (Brodkorb, 1971; Emslie, 1998).

FAMILIA HIRUNDINIDAE

Género *Stelgidopteryx* Baird, 1858

?*Stelgidopteryx* Baird, 1858

Localidad: Cueva Spukil (Fisher, 1953).

Material referido: Tres húmeros.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: En México se registran dos especies de estas golondrinas de ala serrada, una de ellas de amplia distribución (*S. serripennis*), que a su vez es sustituida hacia Centro y Sudamérica por (*S. ruficollis*), y la otra es endémica en la Península de Yucatán (*S. ridgwayi*). Incluso, en ocasiones se han considerado todas ellas una sola especie o bien con un carácter conespecífico. En el plano osteológico prácticamente deben ser indistinguibles, por lo que sería razonable determinar el género y así, asignarlo como un complejo. Este es el único registro fósil de esta golondrina. Este registro también nos sugiere que la diversificación del género surge antes del Pleistoceno tardío.

Género *Petrochelidon* Cabanis, 1850

Petrochelidon (= *Hirundo*) *pyrrhonota* (Vieillot), 1817

Localidad: Cueva San Josecito (Steadman *et al.*, 1994).

Material referido: Húmero, tarsometatarso.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: La golondrina risquera es un migrante de amplia distribución en el Altiplano de México. No se conocen otros registros.

FAMILIA TURDIDAE

Género *Catharus* Bonaparte, 1850

Catharus sp. Bonaparte, 1850

Localidad: Rancho La Amapola, El Cedral (Corona-M., 2002c, 2003a).

Material referido: Húmero izquierdo incompleto (Figura 5.16a).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Los zorzales son de regiones templadas y se encuentran en bordes de bosques, asociaciones de pino-encino, bosques montañosos, pastizales abiertos y áreas con vegetación secundaria.



Figura 5.15. Turdidos identificados de El Cedral. a. zorzal (*Catharus* sp.) y tordo (*Turdus* sp.). Escala a 2 cm.

El género es muy diverso, pues se le reconocen 10 especies, de las que en el Altiplano mexicano se registran las especies *C. guttatus* y *C. ustulatus* como visitantes invernales, mientras que *C. occidentalis* y *C. mexicanus* son residentes. Pero el plano taxonómico es más complejo, ya que por ejemplo al zorzal ermitaño (*C. guttatus*), se le llegan a reconocer hasta ocho subespecies.

Mi experiencia fue que las diferencias osteológicas en el nivel específico son prácticamente inexistentes, además de que se desconoce mucho sobre la variabilidad de los caracteres; por lo que tomando como base los argumentos que se han dado con otros grupos de taxonomía compleja, me parece que la identificación al nivel de género es un buen acercamiento. El género se encuentra registrado en el Pleistoceno de Norteamérica (Emslie, 1998).

Género *Turdus* Linnaeus 1758

Turdus sp. Linnaeus 1758

Localidad: Rancho La Amapola, El Cedral (Corona-M., 2002c, 2003a).

Material referido: Fragmento distal de ulna derecha, húmero izquierdo incompleto (Figura 5.16b).

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Turdus migratorius Linnaeus 1766

Localidad: Cueva San Josecito (Steadman *et al.*, 1994).

Material referido: Falange anterior; tarsometatarso.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: En México se encuentran siete especies; tres de ellas (*T. infuscatus*, *T. grayi* y *T. assimilis*) son residentes dentro del área del Altiplano, mientras que *T. migratorius* es una especie que migra altitudinalmente, por lo que puede presentar tanto poblaciones residentes como migratorias invernales.

Generalmente ocupan zonas boscosas que pueden ser de pino-encino, de encino, húmedas de montaña y claros de bosque, además de crecimientos secundarios y matorrales. El género se ha registrado en el Plioceno de Norteamérica (Chandler, 1990; Emslie, 1998).

FAMILIA MIMIDAE

Mimidae?

Localidad: Yepómera (Howard, 1966).

Material referido: Húmero incompleto.

Temporalidad: Plioceno medio (Blancano) – Holoceno.

Comentarios: En esta familia se encuentran los centzontles y los cuilacoques. Este es uno de los registros más tempranos en América para las aves canoras, el cual se ha visto confirmado con la identificación del centzontle norteño (*Mimus polyglottus*) en la localidad de Fox Canyon, Kansas, datada en el Blancano temprano (Emslie, 2007). Lo cual sugiere que este grupo se había diferenciado hace más de 4.5 Ma, lo que refuta la idea de que esta diversificación se dio en el Pleistoceno (Avice y Walker, 1998; Zink y Slowinski, 1995; Zink *et al.*, 2004).

Género *Toxostoma* Wagler, 1831

Toxostoma ocellatum ? (Sclatter), 1862

Localidad: Tajo Tequixquiac (Storer, 1954).

Material referido: Tarsometatarso.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Esta especie es endémica. Ver comentarios abajo.

Toxostoma cf. *T. curvirostre* (Swainson), 1827

Localidad: Rancho La Amapola, El Cedral (Corona-M., 2002c, 2003a).

Material referido: Dos ulnas izquierdas, una ulna derecha, un fragmento distal de húmero izquierdo.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentario general: El material aquí analizado estaba asociado a un maxilar de mamut que se ubicó a una profundidad entre 6.70 y 6.90 metros. Próximo a esta pieza se localizó carbón, posiblemente de un hogar, mismo que fue fechado por C_{14} en $31,800 \pm 1800$ años (Álvarez y Polaco, 1982). Si bien no se les puede asignar de manera directa esta edad, se pueden considerar en cierta manera contemporáneos, al formar parte del material que cubrió el cráneo del mamut, en circunstancia similar se dataron restos de roedores.

Los cuítlacoches, de manera general, habitan en matorral espinoso y chaparral semi-desértico, especialmente donde hay mezquite o cactus de cholla, además en áreas arbustivas y bosques de matorral abiertos. Presentan una variación geográfica de moderada a fuerte, con subespecies bien definidas y que presentan intergradación. Así, el cuítlacoche piquicurvo (*T. curvirostre*) forma dos grupos distintos, uno con dos subespecies al oeste y otro, con una al este de su área de distribución, las que incluso se propone elevarlas al rango de especie (Elphick *et al.*, 2001). En tanto, el cuítlacoche manchado (*T. ocellatum*) es endémico en el centro de México. Recientemente se ha discutido el papel que han jugado la dispersión y la vicarianza en la diversificación del género *Toxostoma* en el Pleistoceno (Zink *et al.*, 2000). Sin embargo, este es un tema controvertido.

En el plano osteológico, son prácticamente indistinguibles las especies. Tal vez lo mejor sea identificarlas al nivel de género y referirlas como un complejo. El cuítlacoche rojizo (*T. rufum*) fue identificado en el Plioceno de Florida (Bickart, 1990).

FAMILIA EMBERIZIDAE

Junco o *Zonotrichia*

Localidad: Rancho La Brisca (Van Devender *et al.*, 1985).

Material referido: Coracoides derecho incompleto.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Estos géneros se refieren a gorriónes medianos o grandes. Seguramente por ser elementos poscraneales no se pudo establecer una identificación más precisa. En México se registran cuatro especies del género *Zonotrichia*. Una es residente en parches dentro del Estado de Chiapas y hacia Centroamérica. El resto son migrantes invernales; de ellas, dos se encuentran en áreas reducidas del noreste y noroeste del país; mientras que el gorrión coroniblanco (*Z. leucophrys*) es la especie con más amplia distribución en el Altiplano de México. Los juncos tienen cuatro especies, dos de ellas habitan en parches de la península de Baja California, otra es el junco ojilumbre (*J. phaenotus*), residente en ambas Sierras Madre y el Cinturón Volcánico transversal; mientras que el junco ojisocuro (*J. hyemalis*) es un migrante invernal en el norte del país, esta especie se ha identificado en el Plioceno de Kansas (Emslie, 2007). Al nivel de género, ambos se registran en el Plioceno de Florida y Kansas (Emslie, 1998, 2007).

FAMILIA CARDINALIDAE

cf. *Passerina* Vieillot, 1816

Localidad: Yepómera (Steadman y Mckitrick, 1982).

Material referido: Fragmento proximal y distal de húmero derecho; fragmento distal de húmero izquierdo.

Temporalidad: Plioceno (Blancano) – Holoceno.

Comentarios: Las siete especies de los colorines o pico grueso se encuentran en México, pero sólo tres de ellas tienen rangos de distribución que ocupan más del 50% del territorio (*P. caerulea*, *P. versicolor* y *P. ciris*). El género se ha registrado en el Irvingtoniano de Florida, por lo que el de Yepómera es el registro más antiguo. También es interesante anotar que se calcula por ADN mitocondrial que la divergencia de este género se efectuó entre los 2.4 y 3.7 Ma (Klicka *et al.*, 2001), edades muy cercanas a las dataciones del yacimiento de Chihuahua.

FAMILIA ICTERIDAE

Localidad: Cueva Spukil (Fisher, 1953).

Material referido: Fragmento de húmero.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Esta familia originaria del Nuevo Mundo, puede dividirse en tres grandes grupos: Los praderos, incluyendo los tordos; los bolseros y los zanates, incluyendo los vaqueritos (Elphick *et al.*, 2001). Todos ellos presentan especies residentes de amplia distribución.

Género *Agelaius* Vieillot, 1816

Agelaius phoeniceus (Linnaeus) 1766

Localidad: Cueva Spukil (Fisher, 1953); Rancho La Brisca (Van Devender *et al.*, 1985).

Material referido: De la primera, un húmero; de la segunda, un húmero derecho incompleto.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: El tordo sargento es una especie residente en el área neotropical y que penetra en el Altiplano por las caras internas de ambas Sierras Madre. Esta especie se registra en el Plioceno de Florida (Emslie, 1998).

Género *Sturnella* Vieillot, 1816

Sturnella sp. Vieillot, 1816

Localidad: Cantera de Jocotepec (Álvarez, 1977); Cueva San Josecito (Steadman *et al.*, 1994).

Material referido: De la primera, un fragmento distal de ulna izquierda, de la segunda, una falange posterior y dos tibiotarsos.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: El pradero presenta dos especies residentes. El pradero común (*S. magna*) es la forma del este, que ocupa un parche en el norte así como ambas Sierras Madre y se extiende hasta el sur del país; mientras que el pradero occidental (*S. neglecta*) se encuentra en el norte y penetra en el Altiplano de México. Es muy probable que su proceso de especiación sea reciente, y por tanto, la identificación osteológica de restos sea fiable sólo hasta el nivel de género. Estas identificaciones debieran referirse al grupo *magna/neglecta*. El pradero común se registra en el Plioceno de Florida (Emslie, 1998), mientras que una identificación tentativa de pradero occidental se conoce en el Plioceno de Kansas (Emslie, 2007).

Género *Euphagus* Cassin, 1867

Euphagus cyanocephalus (Wagler), 1829

Localidad: Rancho La Amapola, El Cedral (Corona-M., 2002c, 2003a).

Material referido: húmero derecho, fragmento distal de húmero izquierdo, húmero izquierdo incompleto; dos húmeros derechos incompletos.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: El tordo ojiclaro es un migrante invernal en casi todo el territorio, ocupando áreas de arbusto cerrado, especialmente cerca del agua, bosques riparios y ciénagas. La otra especie del género tiene registros aislados en Baja

California y Sonora. La especie se conoce en el Plioceno de Florida (Emslie, 1998).

Género *Icterus* Brisson, 1760

Icterus sp.

Localidad: Rancho La Amapola, El Cedral (Corona-M., 2002c, 2003a).

Material referido: Húmero derecho incompleto.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: De los bolseros no se encontraron elementos diagnósticos que permitieran separarlos al nivel de especie, por lo que al igual que en casos anteriores, se considera suficiente la identificación al nivel de género.

En la actualidad se sabe que existen 14 especies en el territorio nacional y de ellas cinco tendrían su distribución en el área de estudio. De estas últimas se puede generalizar que habitan en matorrales y bosques de crecimiento secundario, que pueden ser de pino-encino, juníperos y palmeras.

FAMILIA FRINGILLIDAE

Localidad: Cueva La Presita (Corona-M. y Polaco, 1999).

Material referido: Un tibiotarso izquierdo.

Temporalidad: Pleistoceno tardío (Rancholabreano) – Holoceno.

Comentarios: Estas aves son de origen templado, pero con los elementos disponibles sólo se pudo establecer la identificación a este nivel.

**6. ELEMENTOS PARA UNA PROPUESTA PALEOAMBIENTAL EN
LA LOCALIDAD DE EL CEDRAL, SAN LUIS POTOSÍ.**

Este trabajo centra su atención en la identificación e interpretación tanto tafonómica como paleoambiental de las aves recuperadas en el yacimiento denominado Rancho “La Amapola”, ubicado en el poblado El Cedral, Estado de San Luis Potosí, México (Figura 6.1).

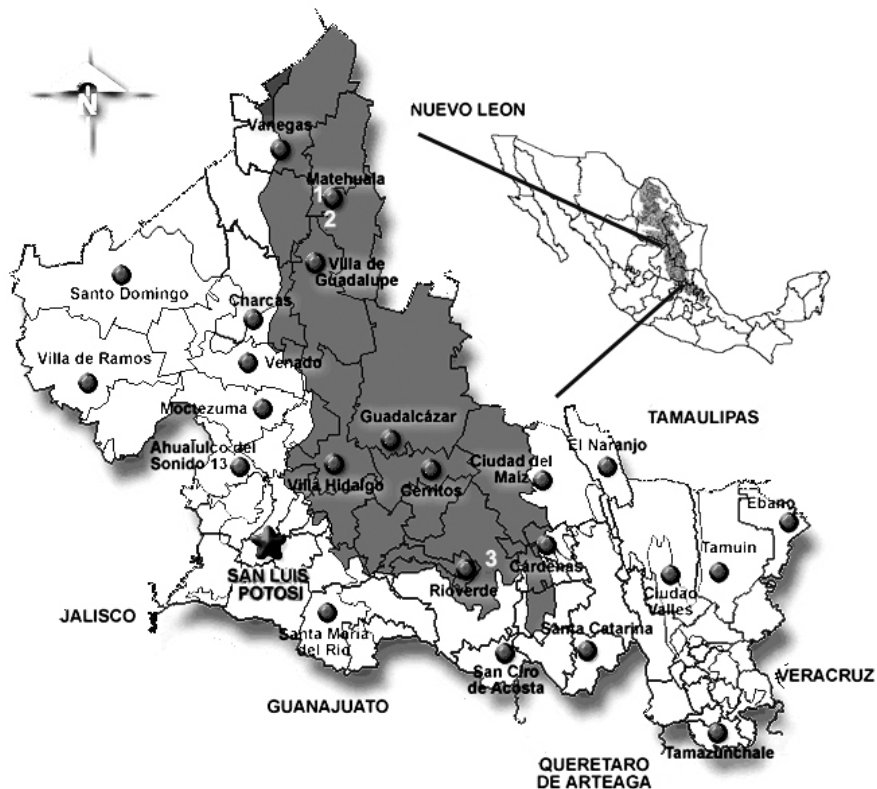


Figura 6. 1. Ubicación aproximada de las localidades mencionadas en este capítulo: 1, El Cedral; 2, Cueva La Presita; 3, Laguna de la Media Luna. Están en el contexto de la provincia fisiográfica de la Sierra Madre Oriental (recuadro) y de la subprovincia de Sierras y Llanuras Orientales.

Este sitio, excavado a fines de 1970, tiene varias características que le permiten destacar en el registro del Cuaternario tardío de México, ya que es uno de los pocos yacimientos conocidos en el noreste del país, región también escasamente estudiada desde la perspectiva paleoambiental (Metcalf *et al.*, 2000). En él se encontraron evidencias de los primeros pobladores que pueden datarse hacia los 33 ka A. P. (Lorenzo y Mirambell, 1981). El material avifaunístico fue depositado en la Colección Paleontológica del Instituto Nacional de Antropología e Historia

con apenas una identificación preliminar a nivel supragenérico, hasta que se hizo la revisión de este material (Corona-M. 2002c; 2003a).

De manera particular se propone analizar tanto la representación ecológica de las aves, como proponer una reconstrucción paleoambiental del sitio. Estos datos se contrastan y complementan con la información proveniente de dos pequeños yacimientos cercanos: Cueva la Presita (Corona-M. y Polaco, 1999) y Laguna de la Media Luna (Hernández-Junquera, 1977; Corona-M. datos sin publicar) (Figura 6.1). Estos elementos nos proveen de una perspectiva de la avifauna que habitó el Pleistoceno final en una región del Noreste mexicano.

6.1. DESCRIPCIÓN REGIONAL

El poblado de El Cedral pertenece a la provincia geográfica de la Sierra Madre Oriental y subprovincia de las Sierras y Llanuras orientales (Figura 6. 2). La provincia va desde la frontera norte del país hasta sus límites con el Eje Neovolcánico en las cercanías con Puebla. Abarca partes de los Estados de Durango, Coahuila, Zacatecas, Nuevo León, Tamaulipas, San Luis Potosí, Guanajuato, Querétaro, Veracruz, Hidalgo y Puebla (INEGI, 2001b). Colinda al norte y noroeste con la provincia de las Sierras y Bolsones; al oeste con la Mesa Central y, en una pequeña franja del extremo noroeste, con la Sierra Madre Occidental; al sur con la provincia del Eje Neovolcánico y al este con la Llanura Costera del Golfo Norte y la Gran Llanura Norteamericana.

Esta provincia a su vez se divide en varias subprovincias, donde el poblado de El Cedral se encuentra en la denominada Sierras y Llanuras Orientales (Figura 6.1). Esta se constituye por sierras donde predominan las rocas de origen calizo. La Sierra de Catorce, al pie de la cual esta ubicada la ciudad de Matehuala, San Luis Potosí, define el límite occidental de la subprovincia y es la de mayor importancia y magnitud (Figura 6.1).

En la porción Potosina de esta región dominan las sierras y llanuras, pero también hay algunos lomeríos, bajadas y valles. Geológicamente, la región es producto de diferentes eventos de tipo orogénico asociados con actividad ígnea volcánica, que originan un relieve estructural que se ha modificado posteriormente por fracturamiento, movimiento de masas y la acción del agua, con sus procesos de alteración (suelos residuales), disolución (cavernas y dolinas), transporte y depósitos de sedimentos (relieves deposicionales). El evento más relevante es el proceso orogénico que a fines del Cretácico y principios del Terciario plegó y afalló fuertemente la secuencia mesozoica, dando como resultado la formación de la Sierra Madre Oriental.

En la Mesa del Centro, el relieve estructural original fue creado principalmente por fenómenos de vulcanismo terciario que dieron a esta provincia las características de una altiplanicie sobrepuesta a un relieve antiguo de rocas sedimentarias mesozoicas.

Una particularidad que refleja la interacción entre el clima y la composición rocosa de la provincia, es la constitución de cuencas endorreicas, cerradas o pobremente drenadas, donde se producen altas evaporaciones y concentración de salinidad, dando lugar en algunas zonas a la explotación de salinas.

Los suelos de la zona de estudio son en su mayoría de origen aluvial y llegan a alcanzar grandes espesores en el relleno de valles, como sucede en la zona en Matehuala y sus alrededores, donde se ubica nuestra zona de estudio.

La zona de Matehuala presenta un clima templado de carácter continental que puede ser semiseco hacia las planicies del suroeste que cuentan con la Sierra del Catorce y una altitud superior a los 3,000 msnm, mientras que es seco hacia la parte noreste, en ambos se pueden presentar heladas entre cinco y diez días al año.

La vegetación actual que domina en la región es matorral desértico micrófilo con fisonomía de inerme (sin espinas), aunque también hay subinerme, con pocos elementos como son la gobernadora y hojasen; y espinoso donde predomina el mezquite, nopal y huizache (Figura 3)

En términos biogeográficos, se ha adoptado la organización propuesta por Howell y Webb (1995) quiénes ubican la región de estudio como parte del Altiplano Central, en él se registran un total de 304 especies tanto residentes como migratorias distribuidas en 18 órdenes, 43 familias y 184 géneros. De ellas 56 son acuáticas continentales y 248 terrestres y de éstas últimas 158 son del orden Passeriformes. Cabría considerar también que la zona del Altiplano se considera con una diversidad media de aves en los territorios continentales del país, y que la zona donde se ubica El Cedral es la segunda zona con mayor cantidad de endemismos (Escalante Pliego *et al.*, 1998).

6.2. SITIO DE ESTUDIO

Como parte de las investigaciones para analizar sitios tempranos de ocupación humana y su relación con las cuencas endorréicas de México entre 1977 y 1980 se efectuaron diversas temporadas de excavación en el Rancho "La Amapola", localizado a las afueras de el poblado "El Cedral", San Luis Potosí, con las coordenadas geográficas 23° 49' N y 100° 43' W, a un altitud de 1700 msnm.

En el sitio, por fechamientos de C_{14} , se han detectado temporalidades que van de desde los 40,000 hasta los 2,000 años A.P., por lo que se sitúa en el Cuaternario Tardío. En esta zona hay abundantes yacimientos fosilíferos pleistocénicos. Así mismo, mediante estas excavaciones se obtuvieron evidencias de presencia humana con una fecha de 33,000 años A.P. (Álvarez y Polaco, 1981; 1982; Lorenzo y Mirambell, 1981).

La hipótesis paleoambiental del sitio postula que los manantiales de la zona formaron un cuerpo de agua, cuya extensión y profundidad fueron variables en el tiempo, hasta quedar en un ojo de agua que se abatió en el presente siglo.

Este planteamiento tiene como base la presencia de sedimentos de origen lacustre, la formación de terrazas, así como los informes históricos de la región. Señalando también que la vegetación de los alrededores, donde predominó un bosque de galería, se ha transformado ampliando la presencia del matorral desértico que actualmente se encuentra (Lorenzo y Mirambell, 1981).

En tiempos recientes, el ojo de agua era utilizado por los pobladores del lugar para su abastecimiento, esto dio lugar a que se removieran capas y se excavaran para mantener esta fuente. Ello dio como resultado que se descubriera el yacimiento, pero también que al efectuarse las excavaciones se encontraran con material fuera de contexto.

En el caso de los mamíferos, al evaluarse su grado de mineralización y por su condición de extintos en varias de las especies identificadas se asignaron sin duda como elementos provenientes del Pleistoceno. Sin embargo, en el caso de las aves, no es tan sencilla la solución ya que la mayoría de los taxones del Cuaternario final son similares a las especies recientes. Los restos de fauna fueron analizados inicialmente por Álvarez y Polaco (1981), quienes identificaron un género de reptil; de mamíferos, 15 géneros y nueve especies; varias familias de anfibios y "varios géneros" de aves.

Como se ha mencionado, para efectos comparativos se ha utilizado la información publicada de dos yacimientos más que se encuentran dentro del área fisiográfica aquí delimitada (Figura 6.1). El primero de ellos es el material obtenido en la Cueva "La Presita", sitio localizado a 21.4 km al S de Matehuala y 150 m al W de la carretera 57 México Nuevo Laredo, y que dista alrededor de 20 km del yacimiento de El Cedral (Figura 6.1). El material proviene de una cueva que

seguramente ha funcionado como una trampa natural y como refugio para algunos animales. Aun cuando no existen fechamientos absolutos, por la mastofauna analizada se puede considerar también del Pleistoceno final (Corona-M. y Polaco, 1999).

El otro yacimiento corresponde a la Laguna de la Media Luna, ubicada a 4.5 km al S de El Refugio, Municipio de Río Verde, que dista alrededor de 200 km en línea recta de “El Cedral” (Figura 6.1). Este corresponde a un cuerpo de agua, donde los ejemplares se depositaron de manera natural. También se le considera pleistocénico por la mastofauna recuperada. Este material fue analizado como parte de una tesis de licenciatura (Hernández- Junquera, 1977) y nunca fue publicado de manera formal. El autor del presente trabajo hizo la revisión de estos materiales y cambió la identificación de varios de ellos. Estos elementos se han expuesto en el catálogo sistemático y se utilizan en este capítulo.

6.3 DATOS DE LA MUESTRAS ANALIZADAS

En la localidad de “El Cedral” se estudiaron un total de 44 huesos, de los cuales se identificaron 22 taxones que corresponden a ocho órdenes, 12 familias, 14 géneros y 17 especies, aunque una de ellas es tentativa (Figura 6.2). Además se encuentra una cigüeña, que de acuerdo con lo que se ha señalado en el tratado sistemático, seguramente pertenece al género *Ciconia* y es muy posible que se trate de una especie enana no descrita. Además de que el género se considera taxón extirpado en América. Tres piezas más de aves no pudieron ser determinadas.

Cabe destacar que del listado que se expone no se encuentran huesos de aves acuáticas grandes, principalmente Pelecaniformes y otros Ciconiiformes. Este hecho llama la atención, ya que al ser un yacimiento excavado de forma controlada, sus restos, de haberlos, debieron ser evidentes para los colectores. Otra opción es que estos no se preservaran, pero debe considerarse que en estas

aves los huesos son más grandes y sólidos, por lo que tenían mayores expectativas de preservación que los de las aves pequeñas, que si aparecen en el sitio. Por tanto, es muy probable que estas no estuvieran presentes en la localidad.

Tampoco se observaron marcas de destazamiento o de algún aprovechamiento de tipo cultural, por lo que es poco probable que la tafocenosis se origine a partir de la influencia humana, y es más factible que su origen sea debido a causas naturales.

		Cuadros de Excavación												
Nombre común	Taxa identificado	A	B	BB	BCD	D	F	H	hogar	Mamut	Scon	NR	NMI	
zambullidor orejudo	<i>Podiceps nigricollis</i>						1					1	1	
cigüeña	Ciconiidae sin det.	1										1	1	
zopilote aura	<i>Cathartes aura</i>	1										1	1	
pato pijije	<i>Dendrocygna bicolor</i>		1									1	1	
pato de collar	<i>Anas platyrhynchos</i>										1	1	1	
cerceta café	<i>Anas cyanoptera</i>		1				1	2			1	5	4	
pato cucharón	<i>Anas clypeata</i>										1	1	1	
pato golondrino	<i>Anas acuta</i>		1					1				2	2	
pato coacoxtle	<i>Aythya valisineria</i>										1	1	1	
pato piquianillado	<i>Aythya collaris</i>				1							1	1	
pato tepalcate	<i>Oxyura jamaicensis</i>							1			1	2	2	
águila colirroja	<i>Buteo jamaicensis</i>			1							1	2	2	
guajolote	<i>Meleagris gallopavo</i>										1	1	1	
pata amarilla	<i>Tringa melanoleuca</i>										4	4	3	
agachona	<i>Gallinago gallinago</i>										1	1	1	
correcaminos norteño	<i>Geococcyx californianus</i>										1	1	1	
chara pechigris	<i>Aphelocoma ultramarina</i>		1					1				2	2	
zorzalitos	cf. <i>Catharus sp.</i>		1									1	1	
tordos	<i>Turdus sp.</i>							1			1	2	1	
cuitlacoche	<i>Toxostoma cf. T. curvirostre</i>						1		1		2	4	3	
tordo ojiclaro	<i>Euphagus cyanocephalus</i>		1			1	1				2	5	4	
bolsero	cf. <i>Icterus sp.</i>									1		1	1	
	No identificable								3			3		
Totales		2	6	1	1	1	4	6	4	4	1	18	44	36

Figura 6.2 Resumen de taxones identificados en “El Cedral”. Se sigue la notación establecida originalmente en los cuadros de excavación. La columna Scon se refiere a los ejemplares que no tienen control estratigráfico. NR= número de restos; NMI= número mínimo de individuos.

El conjunto de los restos identificados, como se mostrará más adelante, se ubica en el Pleistoceno tardío, alrededor de lo 30 mil años A.P. Esta temporalidad inferida permite afirmar que en esta localidad, se han obtenido los registros más antiguos para México de géneros que se han diversificado en el actual territorio nacional. Información que es congruente con la hipótesis mencionada antes,

acerca de la importancia de esta zona del Altiplano de México en la presencia de endemismos.

En esta región se considera que el género *Aphelocoma* comenzó su radiación. También en esta región los géneros *Toxostoma* e *Icterus* presentan en la actualidad una gran cantidad de especies de cada uno, lo que podría poner de manifiesto que aquí se produjo la diferenciación de estos dos grupos, mientras que los géneros *Turdus* y *Catharus* radiaron de manera secundaria. Muy posiblemente estos procesos se efectuaron durante el Pleistoceno en el actual territorio mexicano (Griscom, 1950; Escalante *et al.*, 1998). En el caso de la chara pechigris (*A. ultramarina*) y del cuilacoche (*Toxostoma* cf. *T. curvirostre*) se puede afirmar que en el Pleistoceno final ya se encontraban como formas diferenciadas, lo que confirma que dicha diversificación se produjo previamente.

6.4 VALIDACIÓN DE LOS RESTOS IDENTIFICADOS EN EL CEDRAL

Un problema que siempre existe en los yacimientos paleobiológicos es la recuperación de material fuera de contexto, con menos posibilidades de ser datado o explicado tafonómicamente. En este caso, dado que el yacimiento se origina en un ojo de agua y puesto que éste fue utilizado de manera intensiva desde fines del siglo XIX hasta mediados del XX, la remoción de capas para dar paso al agua fue una constante que afectó a los restos que se recuperaron.

De este modo, respecto a los puntos del sitio donde fueron recobradas las piezas identificadas, se puede señalar que 20 provienen de cuadros de excavación a distintas profundidades, seis huesos más se recobraron en el cuadro H, pero de las capas del escombros y 18 provienen de escombros sin control estratigráfico (Figura 6.2).

Si se adopta criterio muy conservador, estos restos se eliminarían del análisis, con la consiguiente pérdida de información. La propuesta que se hace aquí para tener

datos que permitan tomar una decisión, es la encontrar similitudes con los cuadros que tienen el contexto controlado.

Para ello se construye una matriz basada en los contenidos taxonómicos y se procesa mediante un dendrograma (Figura 6.3), de acuerdo con lo mencionado en el apartado de métodos. En este caso, la similitud permite evaluar si los materiales sin control son contemporáneos de aquellos cuadros que se consideran pleistocénicos.

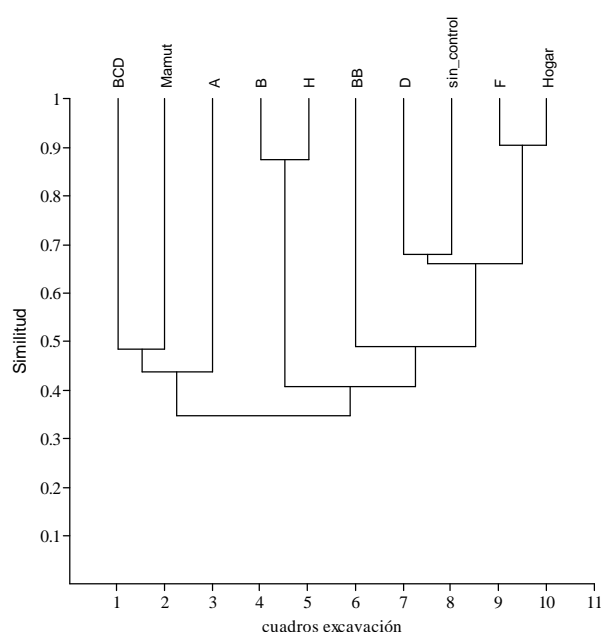


Figura 6.3. Dendrograma de similitud de los puntos de obtención de restos en la localidad de El Cedral. Está basado en el contenido taxonómico y se procesó utilizando el Índice de Raup-Crick como medida de distancia y el UPMGA como medida de agrupamiento. Debe destacarse la similitud entre el material sin control con el resto, lo que puede sugerir que son sincrónicos.

En la gráfica se forman dos grandes grupos, uno constituido por los cuadros BCD, Mamut y A, que corresponden a aquellos cuadros donde sólo existe el registro de un hueso de aves, muy probablemente relacionado con situaciones particulares de deposición.

El segundo grupo se descompone en tres más. El primero se forma con el cuadro B y H y una similitud del 87%. Otro corresponde al material Sin control que se asocia con el cuadro D y estos a su vez se agrupan con los cuadros F y Hogar. Dado que las similitudes en estos dos últimos grupos superan el 60%, se considera que no se puede rechazar que sean taxones depositados diacrónicamente.

Por tanto, los restos analizados provenientes de cuadros estratigráficos se pueden considerar del Pleistoceno final de México, mientras aquellos que no tienen control estratigráfico pueden ser considerados contemporáneos de ellos y susceptibles de ser analizados como parte de este yacimiento.

Por otro lado, se deben resaltar dos casos particulares que refuerzan la idea de esta temporalidad. Estos son los restos del bolsero (*Icterus* sp.) y el cuiltacoche (*Toxostoma* cf. *T. curvirostre*), mismos que estaban incluidos en la matriz de tierra entre los molares y el maxilar de mamut, hallado a una profundidad de 6.70 a 6.90 m. Próximo a esta pieza se localizó carbón, posiblemente de un hogar, fechado mediante C_{14} en 31800 ± 1800 años (Álvarez y Polaco, 1982). Si bien no se puede asignar esa edad a los restos de aves, se puede asumir que fueran cercanos a esta edad.

Una manera de contrastar el patrón obtenido es compararlo con el que se obtiene sólo con elementos que provienen de contextos controlados. Para ello se aplicó la prueba no paramétrica de Kolmogorov-Smirnov, que nos permite evaluar si dos distribuciones son distintas. Cuanto más alto es el valor de la probabilidad obtenido, mayor es la similitud entre las distribuciones (Hammer *et al.*, 2007). Las comparaciones fueron en dos órdenes, uno utilizando el número de restos y otro el NMI, lo que a su vez nos permitió evaluar la pertinencia de la modificación aquí propuesta.

6.5 ANÁLISIS POR PROPIEDADES BIOLÓGICAS

En cuanto a la abundancia de taxones en la muestra, tomando como base el número de restos, se observa que los mejor representados en la muestra son la cerceta café (*Anas cyanoptera*) y el tordo ojiclaro (*Euphagus cyanocephalus*), seguidos en orden decreciente, de la pata amarilla mayor (*Tringa melanoleuca*) y el cuilacoche (*Toxostoma* cf. *T. curvirostre*). El NMI también indica que estos taxones serían los más abundantes en la muestra (Figura 6.2). De estas especies cabe señalar que la cerceta y la pata amarilla son de hábitats acuáticos, mientras que el tordo y el cuilacoche son de terrestres.

Para el análisis por hábitat se ha optado por utilizar cuatro categorías amplias, como se ha señalado en el apartado de métodos. Para las acuáticas, las que son de aguas someras o de aguas profundas (más de dos metros de profundidad); mientras que de las terrestres, aquellas que son de bosques de galería y de matorral-chaparral.

Las aves acuáticas representan el 55% del total identificado. El pijije canelo (*Dendrocygna bicolor*) y la agachona (*Gallinago gallinago*) son característicos de aguas someras, mientras que el coacoxtle (*Aythya valisineria*) y el pata amarilla (*Tringa melanoleuca*) lo son de aguas profundas. El resto de las aves acuáticas puede ocupar cuerpos de agua de distinta profundidad. Las terrestres conforman el 45% restante, de ellas la chara pechigris (*Aphelocoma ultramarina*) y el tordo ojiclaro son propios de bosques abiertos, cercanos a humedales; el correcaminos norteco (*Geococcyx californianus*) y el cuilacoche (*Toxostoma* cf. *T. curvirostre*) son propios de matorral y chaparral. En tanto que el zopilote (*Cathartes aura*) y el águila colirroja (*Buteo jamaicensis*) pueden ocupar de manera indistinta cualquiera de los hábitats señalados.

A partir de estos datos, se asignaron valores de acuerdo a la propuesta de Sánchez Marco (1999) y con la modificación que se ha sugerido en el apartado de

métodos. Dichos valores se muestran en el gráfico de la Figura 6.4, donde se comparan los porcentajes considerando todos los taxones identificados, como sólo aquellos que provienen de cuadros con un control estratigráfico.

Con respecto a la modificación sugerida, se observa que es más útil la modificación que utiliza el NMI, ya que nos da una distribución más similar entre los gráficos que utilizan tanto el listado global como sólo el material controlado (prueba K-S, $D=0.23$, $p=0.99$). Es decir, que muy probablemente los materiales hallados sin contexto estratigráfico pueden ser considerados sincrónicos de que otros que sí poseen este dato. Además, en estos gráficos las categorías tienden a diferenciarse de manera más clara, facilitando su interpretación. Por tanto, son los que se usarán en la discusión.

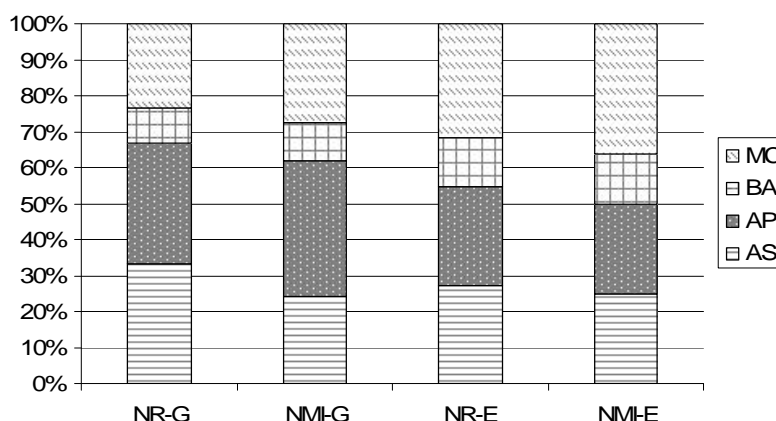


Figura 6.4. Gráfico al 100% que muestra la composición avifaunística en El Cedral por hábitat. Resultados basados en: NR = número de restos; NMI = número mínimo de individuos; G = listado global; E = material con control estratigráfico. MC=Bosque de matorral-chaparral; BA=Bosque abierto; AP= aguas profundas; AS= Aguas superficiales. K-S de NR: $D=0.5$, $p=0.53$; K-S de NMI: $D=0.23$, $p=0.99$. Detalles en el texto.

Se puede observar que la proporción de aves que viven en aguas profundas es ligeramente mayor que la correspondiente a aguas superficiales, mientras que en el medio terrestre, las de matorral-chaparral predominan sobre las de bosque abierto. En el caso de las aves acuáticas, la ausencia de predominio claro de ningún grupo nos sugiere que el cuerpo de agua presente en el Cedral podía ser de una profundidad variable, aunque probablemente no muy profundo.

Por otro lado, aplicando un método similar al del caso anterior, se evaluó la presencia estacional en el área de estudio (Figuras 6.5). Cabe destacar que la prueba Kolmogorov-Smirnov dio resultados similares en ambos comparativos, usando el número de restos (NR) y el número mínimo de individuos (NMI), (prueba K-S, $D=0.23$, $p=0.99$). Es decir que, también en este caso los resultados no se modifican por la forma en que se contabilizan los restos. Tampoco los resultados cambian si se incluyen los restos hallados sin contexto estratigráfico. Lo que indica que es un patrón estable y sugiere que las aves identificadas son contemporáneas. En tal situación se optó por seguir interpretando los gráficos con base en el NMI.

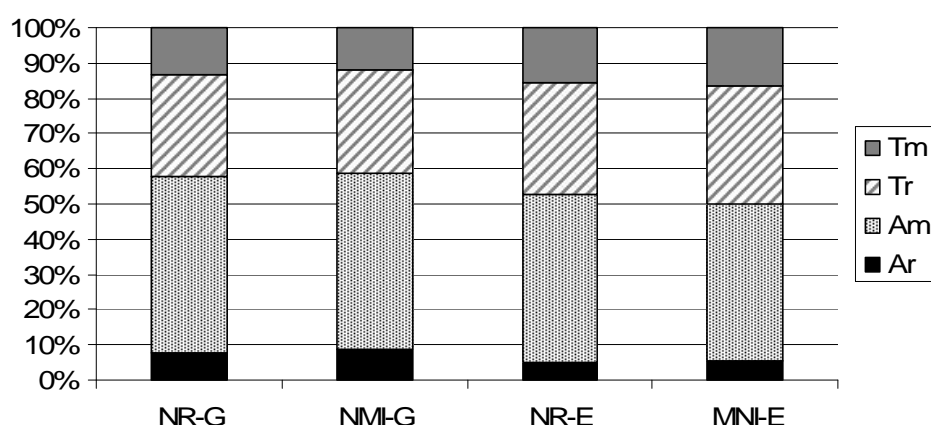


Figura 6.5. Gráfico al 100% que muestra la composición avifaunística en El Cedral por estacionalidad. Resultados basados en: NR = número de restos; NMI = número mínimo de individuos; G = listado global; E = listado con control estratigráfico. Tm=terrestres migratorias; Tr= terrestres residentes; Am=Acuáticas migratorias; Ar=Acuáticas residentes. K-S de NR: $D=0.24$, $p=0.99$; K-S de NMI: $D=0.24$, $p=0.99$. Detalles en el texto.

En las aves acuáticas se observa que la menor proporción corresponde a las aves residentes, siendo éstas el pato de collar (*Anas platyrhynchos*) y el pato tepalcate (*Oxyura jamaicensis*), que además habitan en cuerpos de agua de distintas profundidades, mientras que el resto del agrupamiento lo constituyen migradoras. Esto sugiere que el cuerpo de agua funcionaba como sitio de refugio y aprovisionamiento temporal durante su tránsito, por lo que no necesariamente tenía que ser demasiado profundo, aspecto que también ayudaría a explicar la

ausencia de aves acuáticas de mayor tamaño. La situación inversa se manifiesta con las terrestres, donde la mayoría de ellas son residentes, ya sea en bosque abierto o en el matorral. Esto sugeriría la cercanía de ambos hábitat.

6.6 PERFIL AVIFAUNÍSTICO DE EL CEDRAL

A partir del conjunto de restos identificados y, con las evidencias expuestas, se considera que todos son contemporáneos del Pleistoceno final, con lo cual se puede formular un escenario probable de lo que fue el paleoambiente.

Ya se ha hecho referencia de que en este yacimiento no se encontraron restos de aves acuáticas grandes. Esta idea se ve reforzada si consideramos la evidencia actual, cuando se evalúa la concordancia entre las características de los lagos y el patrón estructural de la comunidad que lo habita. Se ha observado que las aves son sensibles a influencias ambientales tales como el patrón y estructura de la vegetación del humedal, la extensión del cuerpo de agua, su profundidad y su permanencia a lo largo del año. Estos aspectos, junto con las condiciones físico-químicas, modelan el conjunto taxonómico y éste se convierte en un componente característico del humedal (Paillison *et al.* 2002, U. S. E. P. A., 2002).

En ese contexto, Raszkowski y Tonn (2000) encontraron en los Lagos de Alberta, Canadá, que hay una estrecha relación proporcional entre el tamaño y la profundidad del cuerpo de agua con la presencia de peces y, a su vez, con el núcleo de aves, es decir el número de especies que habitan comúnmente el sitio, ya sea como residentes o migratorias. De tal suerte que los lagos sin peces o lagos con peces pequeños tienen un número núcleo de tres a ocho especies de aves, principalmente residentes, y donde predominan especies nadadoras, zambullidoras y vadeadoras de patas cortas, y cuya alimentación es herbívora o consistente en invertebrados y en peces pequeños, en caso de encontrarse.

En el Cedral, la mayoría de las aves acuáticas que se han identificado corresponden a esas categorías. Los patos son nadadores; se encuentra también

un zambullidor, mientras que a la tercera categoría corresponden la pata amarilla y la agachona.

Para modelar este planteamiento se aplicó el análisis multivariante de correspondencias, tal y como se indica en el apartado de métodos. el cual nos permite evaluar si las categoría utilizadas en este modelo son suficientemente descriptivas. En la matriz se han introducido las especies y sus variables asociadas de hábitat y estacionalidad (Figura 6.6).

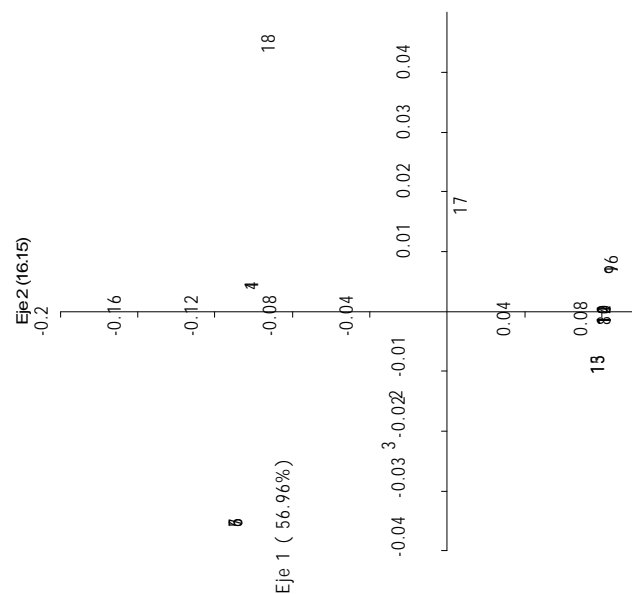


Figura 6.6. Análisis de correspondencias de las aves identificadas en El Cedral. En el eje 1 se representa la estacionalidad, de residentes (-) a migratorios (+). En el eje 2, el hábitat terrestre, de matorral-chaparral (-) a bosque abierto (+). Los números representan especies, ver notación en la Figura 6.7.

Como se observa, con las variables de estacionalidad y hábitat se describe satisfactoriamente la situación del yacimiento, ya que representan el 73.11%, siendo las variables de estacionalidad las que más contribuyen y donde las aves más representativas son las acuáticas: el zambullidor (*Podiceps nigricollis*), los patos (*Dendrocygna bicolor*, *Anas cyanoptera*, *Anas clypeata*, *Anas acuta*, *Aythya*

valisineria, *Aythia collaris*) y las vadeadoras (*Tringa melanoleuca*, *Gallinago gallinago*). Mientras que en el eje 2 se contrastan en forma preponderante las variables de hábitat, teniendo como valores extremos el de bosque abierto y matorral-chaparral, donde las aves más características son el guajolote y el tordo ojiclaro (*Euphagus cyanocephalus*). Los detalles de la contribución de cada especie y variable a los dos ejes se encuentran en la Figura 6.7

Taxón	Clave	Eje 1	Eje 2
<i>Cathartes aura</i>	1	-0.097821	0.0063405
<i>Anas platyrhynchos</i>	2	-0.023377	-0.011971
<i>Oxyura jamaicensis</i>	3	-0.027055	-0.020326
<i>Buteo jamaicensis</i>	4	-0.097821	0.0063405
<i>Geococcyx californianus</i>	5	-0.10636	-0.033327
<i>Aphelocoma ultramarina</i>	6	-0.10636	-0.033327
<i>Toxostoma cf. T. curvirostre</i>	7	-0.10636	-0.033327
<i>Podiceps nigricollis</i>	8	0.084378	0.00063736
<i>Dendrocygna bicolor</i>	9	0.088057	0.0089927
<i>Anas cyanoptera</i>	10	0.084378	0.00063736
<i>Anas clypeata</i>	11	0.084378	0.00063736
<i>Anas acuta</i>	12	0.084378	0.00063736
<i>Aythia valisineria</i>	13	0.080699	-0.007718
<i>Aythia collaris</i>	14	0.084378	0.00063736
<i>Tringa melanoleuca</i>	15	0.080699	-0.007718
<i>Gallinago gallinago</i>	16	0.088057	0.0089927
<i>Euphagus cyanocephalus</i>	17	0.0099337	0.018949
<i>Meleagris gallopavo</i>	18	-0.089282	0.046008
	AP	0.054498	-0.014227
	AS	0.067942	0.0031636
	BA	-0.059209	0.054808
	M	0.092963	0.0061953
	MC	-0.090414	-0.027757
	R	-0.10394	-0.0069265

Figura 6.7 Contribución de de las especies y las variables al análisis de correspondencias. En negritas los valores más altos. Las claves de las especies son las que se observan en la gráfica 6.6. Las claves de variables son las mismas que se usaron con anterioridad.

A partir de estos elementos, que además nos confirman la analogía propuesta de núcleo de hasta ocho especies de aves acuáticas, se puede postular que éste era un cuerpo de agua de extensión y profundidad variable pero somero, aunque también en ciertas épocas pudo alcanzar una mayor profundidad en función del régimen de lluvias, facilitando que algunas aves grandes o de aguas profundas lo

ocuparan temporalmente como refugio, además de que las aguas someras con extensos pastizales son buenos lugares para la obtención de alimento durante el tránsito migratorio, puesto que hay una gran abundancia de microinvertebrados (Murphy *et al.*, 1984).

Las aves terrestres residentes se encontraban en el bosque de cedros que estaba en los alrededores, del cual quedan sólo algunos parches en la actualidad, ocupando el cuerpo de agua como bebedero y el águila colirroja como lugar de caza, incluso la presencia del ictérico podría ser congruente con el uso que hacen de la vegetación de los humedales para la nidificación (Figura 6.8).

Entre este ambiente y el actual hay una gran diferencia, sin embargo no hay estudios detallados de cómo se ha dado el proceso de desertificación en la región. Sin embargo, se pueden tomar como referencia los datos de Coahuila y Chihuahua, que si bien son lugares que se localizan más al norte, también forman parte del Altiplano de México y presentan características similares.

Mediante el estudio de polen y diatomeas se ha determinado que en el Pleistoceno final predominaba un ambiente más húmedo y frío que el actual, pero entre los 11,066 y 9,470 años A. P. se observa una intensa sequía, que seguramente dio lugar al desplazamiento de los bosques de cedro y junípero por el matorral desértico, que es la actual vegetación predominante. Este proceso se acentuó alrededor de los 4,000 años A. P., dando paso a las condiciones semi-desérticas actuales (Metcalf *et al.*, 2000).

	BA	MC	AS	AP
residentes	<i>Cathartes aura</i>		<i>Anas platyrhynchos</i>	
	<i>Buteo jamaicensis</i>		<i>Oxyura jamaicensis</i>	
	<i>Meleagris gallopavo</i>	<i>Geococcyx californianus</i>		
		<i>Aphelocoma ultramarina</i>		
		<i>Toxostoma</i> cf. <i>T. curvirostre</i>		
migratorios	<i>Euphagus cyanocephalus</i>		<i>Podiceps nigricollis</i>	
			<i>Anas cyanoptera</i>	
			<i>Anas clypeata</i>	
			<i>Anas acuta</i>	
			<i>Aythya collaris</i>	
			<i>Dendrocygna bicolor</i>	<i>Aythya valisineria</i>
			<i>Gallinago gallinago</i>	<i>Tringa melanoleuca</i>

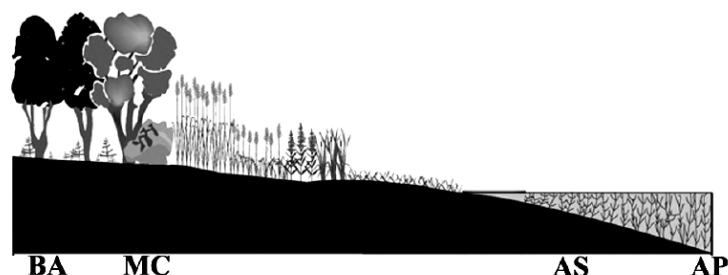


Figura 6.8. Representación esquemática de la propuesta de reconstrucción paleoambiental de El Cedral, basado en el perfil avifaunístico. BA = Bosque abierto; MC = Matorral-chaparral; AS = Aguas superficiales; AP = Aguas profundas.

Es decir que las evidencias de otras fuentes, como son los estudios recientes en humedales y los estudios paleoambientales coinciden con la información derivada de la identificación de las aves. Por tanto se considera que este fue el escenario paleoambiental más probable en el yacimiento, aspectos que en buena medida son congruentes con la hipótesis original postulada por Lorenzo y Mirambell (1981).

6.7. COMPARACIÓN ENTRE LA DIVERSIDAD DE LAS LOCALIDADES DE SAN LUIS POTOSÍ

Para este comparativo se utilizó el índice de diversidad taxonómica, de acuerdo con lo que se establece en la sección de Métodos. En la figura 6.9 se puede observar los taxones que se identifican en cada una de las localidades.

Taxón	LML	CLP	Cedral
<i>Anas platyrhynchos</i>	x		x
<i>Meleagris gallopavo</i>	x		x
<i>Phalacrocorax brasilianus</i>	x		
<i>Mycteria wetmorei</i>	x		
<i>Cathartes aura</i>		x	x
<i>Callipepla squamata</i>		x	

Figura 6.9 Taxones identificados en las localidades adicionales de San Luís Potosí, indicando los que son similares con los de El Cedral. LML = Laguna de la Media Luna; CLP = Cueva la Presita. Más detalles en el capítulo de Catálogo de localidades.

En la figura 6.10 se muestra el comparativo de diversidad, donde puede observarse que las tres localidades se encuentran apenas dentro de los intervalos de de confianza. Esto indica que si bien es posible considerar su comparación, también debe verse con cautela, ya que se registra una menor diversidad de taxones en la Laguna de la Media Luna y en la Cueva La Presita.

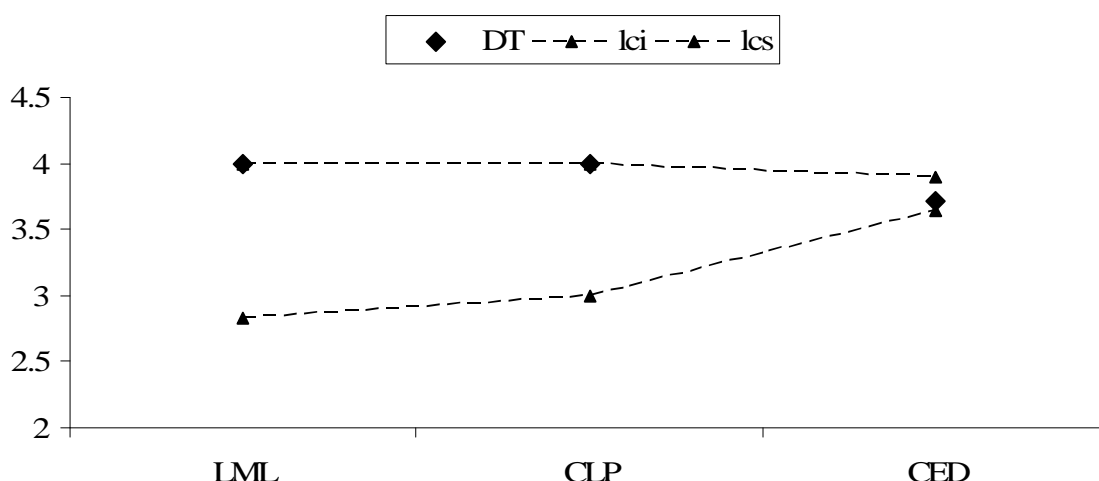


Figura 6.10. Comparativo de diversidad entre localidades de San Luis Potosí, con base en el Índice de distinción taxonómica. En líneas discontinuas los intervalos de confianza al 95%. La notación de las localidades es la misma de la figura 6.9. Detalles en el texto.

La base de comparación entre estas localidades se observa a partir de la figura 6.9, ya que la presencia común del pato de collar y del guajolote en El Cedral y en la Laguna, sugieren la idea de una cierta similitud ambiental en los cuerpos de

agua de la región. Mientras que el registro de la Cueva La Presita es el más diferente, ya que sólo comparte el registro del zopilote cabeza roja con El Cedral.

Si bien el índice de diversidad taxonómica puede ser una herramienta útil en la comparación de localidades, este procedimiento se ve afectado por la falta de diversidad entre las localidades que aquí se registran, lo que hace difícil presentar hipótesis más detalladas sobre los aspectos que comparten.

6.8. CONSIDERACIONES

El análisis de los restos de aves de El Cedral, S.L.P., permite señalar que no presentan huellas de interacción con el hombre e incrementa de manera importante el registro paleontológico de las aves, ya que de acuerdo con la literatura conocida se puede establecer que para el Pleistoceno de México se obtienen 11 nuevos registros de aves y además de se obtiene el primer registro fósil de cinco géneros que se han diversificado en México (*Aphelocoma*, *Toxostoma*, *Icterus*, *Turdus* y *Catharus*).

Por otro lado el ajuste que se hace al índice propuesto por Sánchez Marco (1999) al incorporar el NMI a la proporción de cada hábitat de la especie parece funcionar, al darle un peso a cada uno de ellos y diferenciarlos para facilitar la comparación con otras comunidades.

Con los elementos que proporcionan los modelos multivariantes y estudios de campo se puede generar un escenario probable que concuerda con otras evidencias, como son el registro limnológico y polínico, o la comparación con la estructura de la comunidad de aves que se registran en humedales recientes, además de ser congruente con la hipótesis original (Lorenzo y Mirambell, 1981).

Un problema común que aflora en este tipo de investigaciones es la falta de estudios detallados tanto estratigráficos, radiométricos como edafológicos que permitan obtener una mayor resolución en el análisis. Aspecto que se relaciona

directamente con las prácticas de recuperación de datos. Lo cual en varios casos debe conducir en el futuro a plantearse el reestudio de algunas de las localidades, como las aquí estudiadas.

Finalmente, los elementos expuestos nos permiten señalar la importancia de seguir ampliando nuestro conocimiento sobre las aves fósiles mexicanas, puesto que aportan información importante para la reconstrucción paleoambiental de las localidades, así como para incrementar la información que puede ser utilizada en las discusiones sobre la sistemática y la biogeografía de este grupo de organismos.

7. LAS AVES CONTINENTALES DEL CENOZOICO TARDÍO. AFINIDADES E INTERCAMBIO BIOGEOGRÁFICO

México ocupa un territorio muy interesante al encontrarse entre las dos grandes regiones zoogeográficas que dominan el continente americano: la Neártica y la Neotropical. La primera ocupa prácticamente toda Norteamérica y la segunda Centroamérica y Sudamérica. Sin embargo, México es el país donde encuentran sus límites, así la parte Neártica ocupa el Altiplano de México hasta el Cinturón Volcánico Transverso, que se considera la zona de transición entre ambas zonas. La Neotropical inicia a partir del Cinturón Volcánico Transverso hacia el sur y sureste, así como las costas este y oeste, limitadas por ambas Sierras Madre, hasta el Trópico de Cáncer, aproximadamente (Halffter, 1965; Escalante *et al.*, 2005; Morrone, 2005). En las zonas de transición es común la presencia de faunas mixtas y una alta diversidad. En el caso de la aves, prácticamente se registra en el territorio mexicano el 10% del total de la diversidad mundial, con 125 especies endémicas en sentido amplio, entendido en este término que su distribución ocupa principalmente el territorio nacional, aunque tampoco se limita a él, ya que algunas de ellas pueden ocupar partes del sur de Norteamérica o de Centroamérica (Griscom, 1950; Escalante-Pliego *et al.*, 1998). Esta diversidad ha resultado un reto para aquellos interesados en explicar la zoogeografía de este grupo en la región.

Con este interés se han desarrollado trabajos que exploran la zoogeografía histórica de la avifauna americana (Mayr, 1946, 1964; Darlington, 1957; Howell, 1969; Vuilleumier, 1985). La mayoría de ellos se basan en la revisión de las distribuciones actuales así como en la cantidad de taxones específicos y supraespecíficos, para ordenarlos como componentes históricos, utilizando categorías tales como: colonizadores antiguos y actuales, elementos endémicos, con radiaciones secundarias, relictos, así como taxones de amplia distribución, de los que es difícil establecer su origen.

Para el caso específico de México, este análisis de zoogeografía histórica fue abordado por Griscom (1950), quien además toma una actitud crítica con la

propuesta de Mayr (1946). Sin embargo, utiliza un sistema de categorías y subcategorías que pueden llegar a ser confusas. Por ejemplo, establece un grupo de “amplia distribución”, que se subdivide tanto en los de “latitudes templadas y tropicales” como en los “neotropicales”. Posteriormente, forma otro grupo al que denomina “neotropicales verdaderos”, donde hay una subgrupo de “amplio rango”. Además de lo anterior, no produjo una metodología clara para asignar los géneros de aves a dichos grupos. Lo que en algunos casos le lleva a conclusiones cuestionables, como ubicar a los flamencos dentro de la avifauna de las Antillas, donde efectivamente se encuentran restringidos ahora, pero que no se corresponde con la distribución pantropical que se les atribuye. Sin embargo, es indudable que proporcionó una explicación para comprender estas distribuciones, y por mucho tiempo se ha mantenido como una referencia en ese terreno.

Es muy probable que varias de las deficiencias de este tipo de estudios puedan atribuirse al uso exclusivo de la información reciente, lo que también nos revela la importancia relativa que pueden tener los registros fósiles, si se considera que estos no van a representar el origen filogenético, sino la edad mínima de fosilización, es decir una ubicación cronológica del taxón o de la biota analizada (Craw *et al.*, 1999).

Más allá de las diferencias en categorías y métodos usados, este tipo de análisis cualitativos han permitido elaborar hipótesis plausibles para explicar la diversidad actual de aves en el país como una mezcla de elementos de ambas regiones biogeográficas (Escalante Pliego *et al.*, 1998). Sin embargo, estos estudios se han restringido a los datos neontológicos, ya que el registro fósil no se ha utilizado como un componente analítico debido a que se encontraba poco estructurado.

Un aspecto adicional que incrementa el interés tanto del registro fósil como de las afinidades biogeográficas de dicha fauna en el Cenozoico tardío, es el proceso que se conoce como el Gran Intercambio Biótico Americano (conocido comúnmente por sus siglas en inglés, GABI), que se intensifica a finales del

Plioceno y principios del Pleistoceno (Simpson, 1950; Marshall *et al.*, 1982; Vuilleumier, 1984; Webb, 1985).

Este proceso se caracteriza por el establecimiento hace 3.7 Ma del puente terrestre Panameño, para configurar Centroamérica, como la conocemos actualmente. Con lo cual se rompió tanto el virtual aislamiento evolutivo de las faunas en Norte y Sudamérica, como el tránsito intermitente de organismos que se había mantenido desde el Mioceno temprano entre ambos continentes para convertirlo en un flujo bidireccional continuo, limitado a las capacidades reproductivas, de dispersión y de alimentación de los organismos. Es decir, de sus posibilidades de adaptación a las nuevas circunstancias ambientales (Simpson, 1950; Webb, 1976, 1977; 1978; Marshall *et al.*, 1982; Stheli y Webb, 1985).

Este proceso de intercambio vino a enriquecer y darle características peculiares a la biota mexicana y centroamericana a lo largo del Terciario, tanto por el creciente acercamiento de Sudamérica, el establecimiento de las Antillas y finalmente el proceso de conformación del puente Panameño, donde se combinaron los cambios en el nivel del mar con las fluctuaciones de altitud, para formar cadenas de pequeñas islas, que facilitaron los intercambios de organismos. Por tanto, se ha favorecido la explicación de que la mayor diversidad de la biota mexicana se debe a que tuvo acceso a estas vías de intercambio, aunada a las organismos que migraban desde el norte, proporcionando elementos que evolucionaron en esos lugares, particularmente en la Sierra Madre Oriental y el Cinturón Volcánico Transversal (Graham, 1998).

Sin embargo, los grados de participación de los vertebrados terrestres en este proceso son variados en tanto son dependientes de las limitaciones adaptativas como de la escala ecológica, en tanto un mismo factor ambiental afecta de manera distinta a los organismos; para algunos puede ser un auxiliar, mientras que para otros opera como filtro o barrera en su tránsito. Por otro lado, estas determinaciones son altamente dependientes de la calidad del registro fósil y sus

posibilidades interpretativas, razón por la que en su mayoría se mantienen como hipótesis de trabajo.

Para algunos grupos de aves, en particular los que son de amplia distribución o panamericanos, se considera que han participado de los intercambios desde antes de la conformación del Puente Panameño (Mayr, 1964; Howell, 1969; Vuilleumier, 1985; Barker, 2007).

En el presente capítulo se parte de considerar la propuesta previa de que la avifauna actual presenta una composición mixta de ambas regiones biogeográficas y de elementos endémicos (Griscom, 1950; Escalante Pliego *et al.* 1998), por lo que se utilizará el registro fósil mexicano de las aves del Cenozoico tardío con el objetivo de establecer una hipótesis sobre la dinámica histórica de esa estructura biogeográfica. Para ello se ubican las afinidades biogeográficas y su contribución a esa dinámica, además de los posibles flujos de tránsito continental de las aves antes y después del Gran Intercambio Biótico Americano. Como una consecuencia de este análisis, el registro mexicano puede incrementarse, en tanto se puede pronosticar la presencia de algunos taxones probables, es decir aquellos de los que no se tiene el registro fósil físico, pero que debido a inferencias temporales y geográficas existe la posibilidad de que existiesen en dicho registro. Siendo esta una vía posible para obtener una previsión de las tendencias en el registro de futuras investigaciones paleorníticas.

7.1 Premisas.

A pesar de que el registro de aves fósiles en México es limitado y presenta de discontinuidades en la escala temporal, se considera que pueden aplicarse métodos comparativos de tipo cualitativo para elaborar hipótesis de trabajo, tal y como se ha hecho en análisis previos (Griscom, 1950; Mayr, 1964; Howell, 1969; Vuilleumier, 1985). Por tanto, aquí se establecen algunas de las premisas que orientaron el análisis.

1. Se parte de contrastar parcialmente la hipótesis de Vuilleumier (1985), dado que sólo se considera la temporalidad del Cenozoico tardío. Además, en estos casi 20 años, el registro de las aves para este período se ha incrementado, aunque ciertamente mantiene proporciones similares, donde el registro de Norteamérica es más amplio y cuenta con un mayor refinamiento cronológico, mientras que el de Sudamérica es más escaso.

2. Los registros se ubican en los períodos del Cenozoico tardío (Plioceno, Pleistoceno, Holoceno), aun cuando se reconoce que es desigual: con pocas localidades en el Plioceno y en el Pleistoceno temprano (Irvingtoniano), siendo más abundante en el periodo que corresponde a localidades que se pueden datar entre los 35 y los 10 ka. Dado que se considera que desde el Plioceno tardío ya existe una conformación del paisaje similar al actual (Webb *et al.*, 2003; Bell *et al.*, 2004), se puede sugerir que muchas de las tendencias en el intercambio puedan referirse al Plioceno - Pleistoceno.

3. Para el análisis comparativo se utilizan listados al nivel de familia y género, debido a que estos poseen mayor estabilidad al evitar los problemas en el reconocimiento de especies que subyacen en el análisis taxonómico (p. ej: Alroy, 1994; Maas y Krause, 1994; Etter, 1999; Johnson y McCormick, 1999).

4. El listado de aves continentales de México se integra con el registro fósil aquí presentado y con los géneros que se registran actualmente en México. De ellos se indica cuales son divagantes y migrantes; los demás son residentes (Howell y Webb, 1995). Se excluyen: a) las aves marinas, excepto aquellas que tienen registros de algunas poblaciones en aguas continentales, como son los cormoranes (*Phalacrocoax*), las gaviotas (*Larus*) y los golondrinas marinas (*Sterna*); b) todos los colibríes y las aves perchadoras (Passeriformes), en tanto su registro es nulo o muy escaso, respectivamente.

4. Para contrastar el registro fósil mexicano respecto de lo que se conoce en las regiones adyacentes del continente y evaluar el tránsito aparente, se adicionó un listado comparativo que comprende aquellos géneros que se comparten con el registro de Norteamérica y Sudamérica, basado en el listado original de Vuilleumier (1985) y actualizado con datos posteriores (Becker, 1987; Bickart, 1990; Chandler, 1990; Emslie, 1998; Tambussi y Noriega, 1996).

5. En el aspecto biogeográfico se consideró sólo la división más general en dos regiones: Neártica y Neotropical, aplicando este criterio a dos escalas. En el continental se excluyen las islas y las penínsulas y se aplica el criterio de Vuilleumier (1985) que usa una base latitudinal que produce cuatro zonas: 1) Norteamérica Templada, del Trópico de Cáncer al Norte; 2) Norteamérica Tropical, del Trópico de Cáncer hasta el límite austral de Centroamérica; 3) Sudamérica Tropical, del límite norte de Sudamérica hasta el Trópico de Capricornio; 4) Sudamérica Templada, del Trópico de Capricornio a la parte mas austral del continente (Figura 7.1a). La zona I es netamente Neártica, mientras que la II y IV comprenden la Neotropical. En la zona II se localiza México y se localizan las dos regiones, por lo que se aplicó una escala de tipo local, donde los límites de las regiones biogeográficas se corresponden en buena medida con las Sierras Madre, tanto Oriental como Occidental, así como el Cinturón Volcánico Transverso. Por tanto una aproximación es que, como se había apuntado previamente, la región Neártica comprende el Altiplano de México, mientras que la Neotropical abarca el sur y sureste de México, así como las costas este y oeste hasta el Trópico de Cáncer (Figura 7.1b).

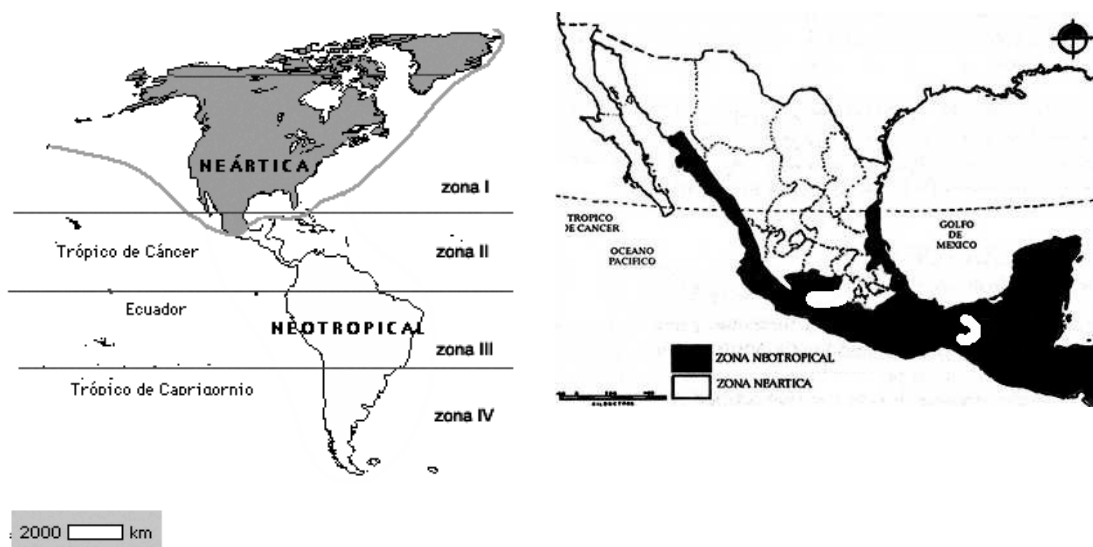


Figura 7.1. Ubicación de las zonas biogeográficas aquí discutidas. a) a la izquierda, a escala continental, basado en Vuilleumier (1985); b) a la derecha, en la escala de México, basado en Halffter (1965). Detalles en el texto

6. La afinidad biogeográfica, o la pertenencia a alguna región, se determinó por las áreas donde las aves son residentes o donde mantienen poblaciones reproductoras (Newton, 2003). La aplicación de este criterio generó cuatro grupos: los taxones que se presentan de manera exclusiva en la región neártica o en la neotropical, el tercero son los que se presentan en ambas regiones y que se consideran de amplia distribución y, en el cuarto grupo, se incluyeron aquellos que en la región se registran como migrante no reproductor o divagante. Los datos para la asignación de las afinidades se obtuvieron de Howell y Webb (1995), de Remsen *et al.* (2005) y de Ridgely *et al.* (2007).

7. Al listado de aves del Cenozoico tardío de México se le aplicó el criterio de “censo mínimo”, el cual otorga un factor de corrección parcial en la riqueza taxonómica de zonas submuestreadas, recurso que se ha hecho común en los análisis de paleocomunidades (Rosenzweig y Taylor, 1980; Alroy, 1994; Etter,

1999; Johnson y McCormick, 1999). En el aspecto cronológico se establece que las ausencias del taxón entre la primera y última aparición temporal se convierten en presencias, en casos excepcionales que se hacen explícitos en su momento, se consideró el registro del Mioceno para determinar este censo mínimo.

Este criterio se hace extensivo en lo geográfico ya que se considera muy improbable la existencia de huecos en la distribución de las aves entre zonas adyacentes (Howell, 1969). De presentarse éstos, son resultado de cambios en la configuración ambiental, que sugieren procesos de extirpación. Es así como la ausencia entre dos áreas de afinidad se considera una presencia. Sin embargo, este debe ser ponderado mediante la distribución conocida y las rutas de migración utilizadas. Como resultado de aplicar estos criterios de continuidad se obtiene el pronóstico de taxones, el cual se restringe sólo a taxones ya conocidos.

8. Vuilleumier (1985) asume que la dirección histórica del tránsito continental se determina tomando como punto de partida el registro más antiguo, observando que no en todos hay correspondencia entre la dirección y su probable origen geográfico. A partir de sus datos se calculó la correlación entre la afinidad geográfica y la dirección del tránsito, donde se obtiene un valor muy bajo ($r=0.06$), lo que indica que prácticamente no hay relación entre ellas. Por tanto, se optó por modificar el criterio y tomar como base del tránsito la afinidad geográfica y el registro fósil nos estaría indicando la edad mínima de su avance en el continente. Se consideró que este criterio es más claro de interpretar en aquellos taxones que son exclusivos de alguna región y menos en aquellos de amplia distribución, pues se considera que estos se expandieron desde antes del período de interés.

9. Para determinar la composición de la avifauna en cada periodo se optó por establecer sus totales y ponderarlos al 100%. De esta manera se pueden observar una serie de tendencias que pueden ser interpretadas como cambios antes y después del GABI. Este método presenta una ventaja comparativa sobre las tasas de recambio, que están afectadas por el tamaño muestral.

Los resultados se presentan en distintos apartados, tres de ellos están referidos al tránsito bidireccional aparente Norte-Sur, de acuerdo con al grupo de afinidad que se les asignó; otro que determina la dinámica de cambios en la avifauna en función de las contribuciones por afinidad a una región zoogeográfica. En otro más se destaca la probable relación que hay entre la afinidad a una región y la propensión de ser afectado por los procesos de extinción en distintos grados. Finalmente se presenta el pronóstico de taxones en el Cenozoico tardío de acuerdo a los resultados del censo mínimo.

7.2 Tránsito de aves de norte a sur.

Destaca que todas las aves que tienen registro neártico tienen signos claros en el registro fósil que nos permite confirmar la dirección de su tránsito en el continente y nos permite localizar su presencia en un momento histórico determinado, para ello se han dividido en dos grupos en función del registro fósil y de su extensión geográfica. El grupo I, conformado por aquellos taxones que alcanzaron el sur del continente, y el grupo II, integrado por los que sólo alcanzan la parte neártica de México (Figura 7.2).

Estos agrupamientos sugieren que las aves del grupo I aparentemente pasan al sur con posterioridad al GABI, toda vez que sus registros más antiguos se encuentran en el Plioceno de Estados Unidos, mientras que en México y Sudamérica se encuentra presentes a partir del Pleistoceno y hasta el Holoceno.

La mayoría de las aves del grupo I son Holárticas. En México actualmente se registran como migrantes e invernales; la mayoría de ellas de ambientes acuáticos, tales como gansos, un pato (*Mergus*), pelícanos (*Pelecanus*), y vadeadoras, sobre todo escolopácidas. Mientras que de terrestres se tiene un género de codorniz (*Callipepla*), dos de águilas, uno de búho y otro de carpintero. Si bien el tránsito aparente hacia el sur es posterior al GABI, no se puede

descartar que este tránsito fuese previo, pero con las evidencias disponibles no se puede dilucidar.

FAMILIA	GÉNERO	AZ	GPO	NORTEAMÉRICA			MÉXICO			SUDAMÉRICA		
				PLI	PLE	HOL	PLI	PLE	HOL	PLI	PLE	HOL
Anatidae	<i>Cygnus</i>	a	I	1	1	1			1			1
Anatidae	<i>Mergus</i>	a	I	1	1	1		P	1		1	1
Odontophoridae	<i>Callipepla</i>	a	I		1	1			1			1
Pelecanidae	<i>Pelecanus</i>	a	I	1	1	1		1	1			1
Accipitridae	<i>Circus</i>	a	I	1	1	1		1	1		1	1
Accipitridae	<i>Amplibuteo</i>	a	I	1	1			P			1	
Charadriidae	<i>Pluvialis</i>	a	I	1	1	1		1			1	1
Recurvirostridae	<i>Recurvirostra</i>	a	I	1	1	1		1	1			1
Scolopacidae	<i>Tringa</i>	a	I		1	1		1	1			1
Scolopacidae	<i>Bartramia</i>	a	I	*		1			1			1
Scolopacidae	<i>Numenius</i>	a	I		1	1		1	1			1
Scolopacidae	<i>Limosa</i>	a	I	1		1			1			1
Scolopacidae	<i>Calidris</i>	a	I			1	1	1	1			1
Scolopacidae	<i>Limnodromus</i>	a	I		1	1			1			1
Scolopacidae	<i>Gallinago</i>	a	I		1	1		1	1		1	1
Strigidae	<i>Athene</i>	a	I	1	1	1		1	1		1	1
Picidae	<i>Picoides</i>	a	I	1	1	1			1			1
Anatidae	<i>Eremochen</i>	A	II	1	1		1					
Anatidae	<i>Wasonaka</i>	A	II	1			1					
Anatidae	<i>Anser</i>	a	II	1	1	1			1			
Anatidae	<i>Chen</i>	a	II			1		1				
Anatidae	<i>Branta</i>	a	II	1	1	1		1				
Anatidae	<i>Aix</i>	a	II	1	1	1		1	1			
Anatidae	<i>Histrionicus</i>	a	II			1		1	1			
Anatidae	<i>Bucephala</i>	a	II	1	1	1		1	1			
Odontophoridae	<i>Oreortyx</i>	a	II		1	1		1				
Gaviidae	<i>Gavia</i>	a	II			1		1	1			
Podicipedidae	<i>Ptyolimbus</i>	A	II	1				1				
Podicipedidae	<i>Aechmophorus</i>	a	II	1	1	1		1	1			
Terathornithidae	<i>Ailornis</i>	A	II	1	1		1	1				
Cathartidae	<i>Breagyps</i>	A	II		1			1				
Accipitridae	<i>Haliaeetus</i>	a	II		1	1			1			
Accipitridae	<i>Wetmoregyps</i>	A	II		1			1				
Accipitridae	<i>Aquila</i>	a	II	1	1	1		1	1			
Accipitridae	<i>Neophrontops</i>	A	II	1	1			1				
Accipitridae	<i>Neogyps</i>	A	II		1			1				
Gruidae	<i>Grus</i>	a	II	1	1	1		1	1			
Scolopacidae	<i>Scolopax</i>	a	II		1	1		1	1			
Psittacidae	<i>Rhynchopsitta</i>	a	II		1			1	1			
Strigidae	<i>Micrathene</i>	a	II					1	1			
Caprimulgidae	<i>Phalaenoptilus</i>	a	II		1	1		1	1			
Picidae	<i>Sphyrapicus</i>	a	II		1	1			1			

Figura 7.2. Resumen de taxones con tránsito aparente en dirección norte-sur, durante el Cenozoico tardío. En las aves de afinidades neárticas (a/A) se observan dos grupos, unos que llegan hasta el sur del continente (I), y otros que llegan hasta México (II) y que para el Reciente no se registran en Sudamérica. Las aves en orden sistemático. Columnas: AZ = afinidad zoogeográfica; GPO = grupo; PLI = Plioceno; PLE = Pleistoceno; HOL = Holoceno. Notación: a=neártica/holártica; A=inferida a partir del registro; I: registro en todo el continente; II: registro hasta México. 1=presencia; *= inferida por que tiene presencia en el Mioceno de Norteamérica; P=taxón probable por censo mínimo. Las fuentes se indican en las premisas.

Los taxones del grupo II son aquellos que transitan de manera aparente hacia el sur, pero se quedan como residentes o reproductores en la zona neártica de México, seguramente porque encuentran condiciones similares tanto para la obtención de alimento, como para sus posibilidades de apareamiento y reproducción que en las áreas más norteñas de procedencia. En la actualidad, ninguno de esos taxones se encuentra en Sudamérica. Entre ellos se cuentan 13 géneros acuáticos, entre anátidas y vadeadoras, así como tres terrestres y ocho rapaces.

Un caso que es interesante de mencionar es el del género endémico de las cotorras serranas (*Rhynchopsitta*), que tiene un tránsito aparente desde el norte, pero la familia es de origen sudamericano tropical. Lo cual sugiere que en el Pleistoceno tuvo una amplia distribución hasta Norteamérica, colonizando los bosques templados para posteriormente quedar reducida a pequeñas poblaciones en las sierras Madre Oriental y Occidental, sugiriendo un patrón de diversificación longitudinal este-oeste (Newton, 2003).

Otros casos relevantes son los de varios taxones que se extinguen entre el Plioceno y el Pleistoceno. Uno es el del teratónitido (*Ailornis*) a cuya familia se le atribuye un origen y diversificación en la Sudamérica tropical, dado que se registra en el Mioceno de esta región (Vuilleumier, 1985). Por lo que cabe suponer una diversificación pre-pliocénica en dicha región y una posterior expansión hacia el norte, aun cuando, de manera notable, este grupo no tiene registros conocidos en el Plio-Pleistoceno de Sudamérica. Esto sugiere que su extinción pudo haberse iniciado en el Sur. Otras aves extintas son algunas anátidas (*Eremochen*, *Wasonaka*) y rapaces (*Neophrontops*, *Breagyps*, *Wetmoregyps*, *Neogyps*, *Ailornis*), casos que se discutirán más adelante.

Destacan algunos taxones, tales como: *Histrionicus*, *Gavia*, *Micrathene* y *Gallinago*, cuyo registro fósil sólo se encuentra en México. Si se sigue el criterio de tránsito establecido por Vuilleumier (1985), no podría definirse el sentido del

mismo. De aquí la importancia de no depender sólo de un tipo de evidencia para la interpretación.

7.3 Tránsito de aves de sur a norte.

Todas las aves de este listado corresponden a las de afinidad neotropical y se dividen en tres grupos (Figura 7.3). El Grupo I corresponde a aquellos que se registran en localidades del Plioceno de México y Estados Unidos, lo que sugiere que su paso es previo al GABI. Entre ellas destacan algunas que se identifican como pantropicales o de la Sudamérica tropical; algunas de ellas con registros desde el Mioceno de Estados Unidos (Olson, 1985), como son el zopilote rey (*Sarcoramphus*), el flamenco (*Phoenicopterus*) y la anhueta (*Anhinga*). Mientras que otros podrían ubicarse a partir del Plioceno o del Pleistoceno como son la garza (*Egretta*), el ibis (*Eudocimus*) y la cigüeña (*Ciconia*), el martín pescador (*Ceryle*), así como las rapaces (*Buteogallus* y *Spizäetus*) y los carpinteros (*Dryocopus* y *Campephilus*). De acuerdo con este tipo de distribución y por las temporalidades en las que se han registrado, es probable suponer que desde épocas previas al GABI ya se había extendido desde el sur y, efectivamente, éstos sean algunos de sus registros más septentrionales, formando parte de los escenarios del Cenozoico temprano de América. Ello también parece estar en correspondencia con sus amplias

capacidades de dispersión y migración. El caso concreto del flamenco estaría sugiriendo la presencia de cuerpos de agua salobres en el norte de México y en el sur de Estados Unidos.

La presencia de estos organismo tropicales parece estar relacionada con la expansión septentrional de ambientes tropicales durante fines del Mioceno y buena parte del Plioceno, como se ha podido establecer a partir de la mastofauna en las localidades de Yepómera y Rancho Viejo, cuyas condiciones

		NORTEAMÉRICA					MÉXICO			SUDAMÉRICA		
FAMILIA	GÉNERO	AZ	GPO	PLI	PLE	HOL	PLI	PLE	HOL	PLI	PLE	HOL
Anatidae	<i>Dendrocygna</i>	nt	I	1	1	1		1	1		1	1
Anatidae	<i>Aythya</i>	nt	I	1	1	1		1	1			1
Podicipedidae	<i>Tachybaptus</i>	nt	I	1	1	1			1			1
Anhingidae	<i>Anhinga</i>	nt	I	1	1	1	P	1	1			1
Ardeidae	<i>Egretta</i>	nt	I	1	1	1		1	1		1	1
Threskiornithidae	<i>Eudocimus</i>	nt	I	1	1	1		P	1		1	1
Ciconiidae	<i>Ciconia</i>	nt	I	1	1			1			1	1
Cathartidae	<i>Sarcoramphus</i>	nt	I	*			P	P	1		1	1
Phoenicopteridae	<i>Phoenicopterus</i>	nt	I	1	1	1	1	1	1		1	1
Accipitridae	<i>Buteogallus</i>	nt	I	1	1	1		1	1			1
Accipitridae	<i>Spizaetus</i>	nt	I	1	1	1		1	1		p	1
Rallidae	<i>Laterallus</i>	nt	I	1	1	1		P	1		1	1
Aramidae	<i>Aramus</i>	nt	I	1	1	1			1			1
Strigidae	<i>Asio</i>	nt	I	1	1	1		1	1		1	1
Alcedinidae	<i>Ceryle</i>	nt	I	1	1	1			1			1
Picidae	<i>Dryocopus</i>	nt	I	1	1	1			1			1
Picidae	<i>Campephilus</i>	nt	I	1					1			1
Odontophoridae	<i>Odontophorus</i>		II					1	1		1	1
Ardeidae	<i>Tigrisoma</i>	nt	II					1	1			1
Threskiornithidae	<i>Platalea</i>	nt	II		1	1		P	1		1	1
Accipitridae	<i>Geranoaetus</i>	nt	II		1			P			1	1
Accipitridae	<i>Asturina</i>	nt	II					1	1			1
Falconidae	<i>Milvago</i>	nt	II		1			P			1	1
Rallidae	<i>Porzana</i>	nt	II		1	1		P	1		1	1
Burhinidae	<i>Burhinus</i>	nt	II		1	1		1	1		1	1
Charadriidae	<i>Vanellus</i>	nt	II		1						1	1
Jacanidae	<i>Jacana</i>	nt	II		1	1		P	1		1	1
Psittacidae	<i>Amazona</i>	nt	II					1	1		1	1
Strigidae	<i>Ciccaba</i>		II		1			1	1			1
Tinamidae	<i>Tinamus</i>	nt	III						1		1	1
Tinamidae	<i>Crypturellus</i>	nt	III								1	1
Anatidae	<i>Cairina</i>	nt	III						1		1	1
Cracidae	<i>Penelope</i>	nt	III						1		1	1
Cracidae	<i>Crax</i>	nt	III								1	1
Ciconiidae	<i>Jabiru</i>	nt	III						1		1	1
Accipitridae	<i>Chondrohierax</i>	nt	III						1		1	1
Accipitridae	<i>Harpia</i>	nt	III						1		1	1
Falconidae	<i>Micrastur</i>	nt	III						1		1	1
Rallidae	<i>Aramides</i>	nt	III						1		1	1
Columbidae	<i>Claravis</i>	nt	III								1	1
Columbidae	<i>Geotrygon</i>	nt	III						1		1	1
Psittacidae	<i>Aratinga</i>	nt	III						1		1	1
Psittacidae	<i>Ara</i>	nt	III						1		1	1
Psittacidae	<i>Forpus</i>	nt	III						1		1	1
Cuculidae	<i>Piaya</i>	nt	III						1		1	1
Cuculidae	<i>Tapera</i>	nt	III						1		1	1
Caprimulgidae	<i>Nyctidromus</i>	nt	III						1		1	1
Nyctimidae	<i>Nyctibius</i>	nt	III						1		1	1
Bucconidae	<i>Malacoptila</i>	nt	III								1	1
Ramphastidae	<i>Ramphastos</i>	nt	III						1		1	1
Picidae	<i>Veniliornis</i>	nt	III						1		1	1

Figura 7.3 Resumen de taxones con tránsito aparente en dirección sur-norte, durante el Cenozoico tardío. En las aves de afinidades neotropicales se observan tres grupos, unos que están en México y el resto de Norteamérica desde el Plioceno (I); otros que están en el Pleistoceno (II) y otros que sólo se registran en el Holoceno de México (III). Las aves en orden sistemático. Columnas: AZ = afinidad zoogeográfica; GPO = grupo; PLI = Plioceno; PLE = Pleistoceno; HOL = Holoceno. Notación: nt=neotropical; I: registro en todo el continente desde el Plioceno; II: registro en el Pleistoceno; III: registro en el Holoceno de México y ausentes en Norteamérica. 1=presencia; *= inferida por que tiene presencia en el Mioceno de Norteamérica; P=taxón probable por censo mínimo. Las fuentes se indican en las premisas.

paleoambientales se consideran similares a las neotropicales modernas (Bell *et al.*, 2004). Mayr (1946; 1964)

y otros autores se han referido a estos taxones como el componente tropical norteamericano que se dispersa hacia el Sur. Sin embargo esta afirmación parece entrar en contradicción con lo que aquí se observa. Tal vez sea mejor interpretar estos taxones como evidencia de que algunos grupos de afinidad neotropical estaban participando en el intercambio antes de la instalación del puente panameño. Caso que sólo se había hecho evidente mediante la identificación de los mamíferos edentados provenientes del sur continental (Ferrusquía-Villafranca, 2003; Webb *et al.*, 2003; Bell *et al.*, 2004). Sin embargo, este aspecto deberá seguirse revisando y queda fuera del marco de análisis de este trabajo.

El segundo grupo se integra con aquellos taxones que aparecen sólo en localidades del Pleistoceno de Norteamérica y de México. Esto sugiere una entrada más tardía, es decir a partir del GABI. Entre ellos se encuentran la polluela (*Porzana*), el alcaraván (*Burhinus*) y la jacana (*Jacana*), así como una codorniz (*Odontophorus*) y las cotorras (*Amazona*), que seguramente por tener una capacidad de dispersión más limitada, sus registros son congruentes con la conformación del puente panameño que facilita su paso. Sin embargo, algunos de ellos pueden ser controvertidos, como en el grupo de las vadeadoras. En ellas el género *Vanellus* se identifica en localidades de Florida. Sin embargo este no se registra en México, ni siquiera como divagante. Ello se debe a que ocupa la ruta migratoria del Caribe para llegar a Norteamérica (Elphick, 2007). Por esta razón no se considero como un taxón de aparición probable en el censo mínimo. La apuntamos aquí como una muestra de la necesidad de contrastar los datos que se obtienen con este tipo de análisis.

Finalmente, se encuentra el tercer grupo, que se refiere a aquellos géneros cuyo registro sugiere un tránsito más reciente o más dilatado, ya que se encuentran en el Pleistoceno de Sudamérica y sólo en el Reciente de México; sin presencia más allá del Trópico de Cáncer. Entre ellos, los tinamús (*Tinamus* y *Crypturellus*), los crácidos, las cigüeñas, algunas palomas (*Claravis* y *Geotrygon*), las guacamayas (*Ara*), y pericos (*Aratinga* y *Forpus*) (Figura 7.3).

Un registro que no se incorporó en los listados por tratarse de un passeriforme, que sugiere el caso de aves que intentaron pasar pero no pudieron colonizar el territorio, se encuentra en la Cueva Spukil de Yucatán, con el registro de la urraca morada (*Cyanocorax cyanomelas*), que actualmente se distribuye en un ámbito netamente sudamericano, y que tampoco tiene registros en Centroamérica.

7.4 Tránsito aparente de las aves con amplia distribución.

En este apartado se han ubicado aquellos géneros cuyas áreas reproductivas o de residencia se encuentran tanto en el área neotropical como en la neártica (Figura 7.4). Un primer grupo, al que se ha denominado I, es aquel cuyos géneros originalmente son de afinidad neártica, pero que colonizaron áreas neotropicales adyacentes en México y Centroamérica. De ellos hay dos tendencias; una donde se encuentran los géneros que no participan en el GABI debido a que no ingresan a Sudamérica.

Tal es el caso de los pavos (*Meleagris*) y de las codornices (*Dendrortyx* y *Cyrtonyx*), así como de los correcaminos (*Geococcyx*). De ellas, el pavo y la codorniz (*Dendrortyx*) son las que tienen representantes endémicos en México. Estas ocupan ambientes abiertos o de matorral. Es decir, biotopos propios de climas secos, lo que seguramente fue una barrera en su tránsito hacia el sur. Sin embargo, debe destacarse que también todos ellos presentan procesos de diversificación latitudinal, seguramente asociado a los procesos de fluctuación en

FAMILIA	GÉNERO	AZ	GPO	NORTEAMÉRICA			MÉXICO			SUDAMÉRICA		
				PLI	PLE	HOL	PLI	PLE	HOL	PLI	PLE	HOL
Phasianidae	<i>Meleagris</i>	w	I	1	1	1		1	1			
Odontophoridae	<i>Dendrortyx</i>	w	I			1		1				
Odontophoridae	<i>Cyrtonyx</i>	w	I	1	1	1		1	1			
Cathartidae	<i>Gymnogyps</i>	w	I		1	1		1			1	
Accipitridae	<i>Elanus</i>	w	I		1	1		1	1		1	
Cuculidae	<i>Geococcyx</i>	w	I		1	1		1	1			
Ciconiidae	<i>Mycteria</i>	w	II		1	1		1	1			1
Columbidae	<i>Leptotila</i>	w	II					1	1		1	1
Cuculidae	<i>Crotophaga</i>	w	II			1			1		1	1
Caprimulgidae	<i>Caprimulgus</i>	w	II			1			1		1	1
Apodidae	<i>Streptoprocne</i>	w	II						1		1	1
Trogonidae	<i>Trogon</i>	w	II						1		1	1
Alcedinidae	<i>Chloroceryle</i>	w	II						1		1	1
Podicipedidae	<i>Podiceps</i>	w	adn	1	1	1		1	1			1
Ardeidae	<i>Botaurus</i>	w	adn	1	1	1			1			1
Ardeidae	<i>Ixobrychus</i>	w	adn	1	1	1			1			1
Ardeidae	<i>Butorides</i>	w	adn	1	1	1			1			1
Threskiornithidae	<i>Plegadis</i>	w	adn	1	1	1			1			1
Accipitridae	<i>Pandion</i>	w	adn	1	1	1			1			1
Accipitridae	<i>Accipiter</i>	w	adn	1	1	1		1	1			1
Rallidae	<i>Coturnicops</i>	w	adn	1	1	1			1			1
Rallidae	<i>Fulica</i>	w	adn	1	1	1		1	1			1
Cuculidae	<i>Coccyzus</i>	w	adn	1	1	1			1			1
Strigidae	<i>Otus</i>	w	adn	1	1	1		1	1			1
Strigidae	<i>Megascops</i>	w	adn			1		1	1			1
Strigidae	<i>Strix</i>	w	adn	1	1	1		1	1			1
Strigidae	<i>Aegolius</i>	w	adn	1	1	1		1	1			1
Apodidae	<i>Chaetura</i>	w	adn		1	1			1			1
Apodidae	<i>Aeronautes</i>	w	adn		1	1			1			1
Anatidae	<i>Anas</i>	w	ad	1	1	1	1	1	1		1	1
Anatidae	<i>Oxyura</i>	w	ad	1	1	1	1	1	1			1
Cracidae	<i>Ortalis</i>	w	ad	1				1	1		1	1
Odontophoridae	<i>Colinus</i>	w	ad	1	1	1		1	1			1
Podicipedidae	<i>Podilymbus</i>	w	ad	1	1	1		1	1		1	1
Phalacrocoracidae	<i>Phalacrocorax</i>	w	ad	1	1	1	1	1	1		1	1
Ardeidae	<i>Ardea</i>	w	ad	1	1	1		1	1		1	1
Ardeidae	<i>Nycticorax</i>	w	ad	1	1	1		1	1		1	1
Cathartidae	<i>Coragyps</i>	w	ad	1	1	1		1	1		1	1
Cathartidae	<i>Cathartes</i>	w	ad		1	1		1	1		1	1
Accipitridae	<i>Parabuteo</i>	w	ad		1	1		1	1		1	1
Accipitridae	<i>Buteo</i>	w	ad	1	1	1	1	1	1		1	1
Falconidae	<i>Caracara</i>	w	ad		1	1		1	1		1	1
Falconidae	<i>Falco</i>	w	ad	1	1	1		1	1		1	1
Rallidae	<i>Rallus</i>	w	ad	1	1	1		1	1		1	1
Rallidae	<i>Porphyrio</i>	w	ad		1	1		P			1	1
Rallidae	<i>Gallinula</i>	w	ad	1	1	1		P	1		1	1
Charadriidae	<i>Charadrius</i>	w	ad	1	1	1		1	1		1	1
Recurvirostridae	<i>Himantopus</i>	w	ad	1	1	1		P	1		1	1
Laridae	<i>Larus</i>	w	ad	1	1	1		1	1		1	1
Columbidae	<i>Patagioenas</i>	w	ad		1	1		1	1		1	1
Columbidae	<i>Zenaida</i>	w	ad		1	1		1	1		1	1
Columbidae	<i>Columbina</i>	w	ad			1		1	1		1	1
Tytonidae	<i>Tyto</i>	w	ad	1	1	1		1	1		1	1
Strigidae	<i>Bubo</i>	w	ad	1	1	1		1	1		1	1
Strigidae	<i>Glaucidium</i>	w	ad	1	1	1		1	1		1	1
Caprimulgidae	<i>Chordeiles</i>	w	ad		1	1		1	1		1	1
Picidae	<i>Melanerpes</i>	w	ad	1	1	1		P	1		1	1
Picidae	<i>Colaptes</i>	w	ad	1	1	1		1	1		1	1

Figura 7.4. Resumen de taxones de amplia distribución y la posible dirección de su tránsito durante el Cenozoico tardío. El grupo I es de afinidad neártica y coloniza la región neotropical. El grupo II es de afinidad neotropical y coloniza la región neártica. El resto son de amplia distribución (ad), pero en los del subgrupo adn se observa un tránsito aparente desde el norte. Las aves en orden sistemático. Columnas: AZ = afinidad zoogeográfica; GPO = grupo; PLI = Plioceno; PLE = Pleistoceno; HOL = Holoceno. Notación: w=amplia distribución; I, II, adn y ad, los grupos ya referidos. 1=presencia; P=taxón probable por censo mínimo. Las fuentes se indican en las premisas. Explicación en el texto.

el rango de distribución de la flora del norte hacia la parte austral de México (Graham, 1998), lo que provocó la fragmentación y el aislamiento de poblaciones, tales como la forma sureña del correcaminos, el pavo ocelado en Yucatán o las distribuciones fragmentarias de las codornices.

En el futuro, un caso que interesaría estudiar con más detalle, tanto por el interés biogeográfico como por su relevancia cultural, es el de los pavos o guajolotes, ya que México parecer ser un lugar donde se diversificó el género, aunque también se ha debatido tanto su proceso de diversificación como la postulación de varias especies y subespecies fósiles y actuales (McKusick, 1980, 1986; Steadman, 1980; Rea, 1980;), incluido el registro de una especie extinta en la Cueva de San Josecito (Miller, 1942; Steadman, 1980). Así mismo, habría que indagar en el origen del pavo ocelado, ya referido, que es endémica y restringida a la Península de Yucatán.

Otra tendencia en el mismo grupo I es la de aquellos géneros que si participan en el Intercambio y llegan a Sudamérica durante el Pleistoceno, y que posteriormente ven reducidas sus áreas de distribución, como se observa con el cóndor (*Gymnogyps*) y el milano (*Elanus*). Estos son los casos más excepcionales en el registro que se analiza, y nos sugiere los diferentes grados de éxito en la colonización de territorios por parte de estos géneros.

El grupo II comprende aquellos cuya distribución es básicamente de afinidad neotropical, todos terrestres con limitadas capacidades de dispersión, pero que al parecer han colonizado partes adyacentes de la región neártica posterior al GABI, ya que presentan registros en el Pleistoceno de Sudamérica, y que se encuentran en el Holoceno de México y Centroamérica. Algunos de ellos ocupan marginalmente el sur de Norteamérica, como en el caso de los géneros *Trogon*, *Crotophaga* y *Caprimulgus*, o el de *Mycteria*, que es divagante.

El resto de los taxones comprenden el grupo de aquellos que se encuentran ampliamente distribuidos y diversificados en prácticamente todo el continente, y por supuesto, en las regiones neártica y neotropical de México. De ellos se ha destacado el caso del grupo denominado adn, en el que de acuerdo con el registro fósil comparado aparentan un tránsito desde el norte, pues presentan registros en el Plioceno en Norteamérica, mientras que para México y Sudamérica su registro es más tardío, al ubicarse en el Pleistoceno o en el Holoceno. Es muy probable que este aparente tránsito sea un efecto de la falta de registros, ya que su amplia distribución, al igual que otros taxones previamente discutidos, la debieron alcanzar en etapas previas al Plioceno.

En el conjunto denominado ad hay una congruencia entre la afinidad y el registro. Para el Plioceno se observa en México la presencia tanto de los patos (*Anas* y *Oxyura*), los cormoranes (*Phalacrocorax*), como las águilas (*Buteo*), indicando que ya se encuentran presentes en esos escenarios ambientales, al menos del Altiplano de México, persistiendo hasta la actualidad. El resto de los géneros, que son la mayoría, se encuentran en el Pleistoceno de Norte y Sudamérica, así como en México, lo que sugiere la idea de que varios de ellos ocupaban el continente antes del GABI, como sucede con los patos, los cormoranes, las vadeadoras, las carroñeras, y las rapaces diurnas y nocturnas que aquí se registran.

7.5 Cambios de la diversidad en el Cenozoico tardío.

De acuerdo con las consideraciones que se han hecho en los tres apartados anteriores a partir del registro contrastado, se puede inferir que los grupos participantes en el intercambio a partir del establecimiento del puente Panameño son el grupo I, de afinidades neárticas, y el grupo II, de afinidades neotropicales. En los de amplia distribución se tienen dos taxones del grupo I (*Gymnogyps* y *Elanus*), que transitan de norte a sur, mientras que todo el grupo II transita en sentido inverso, todo ello corresponde a un total de 28 familias y 36 géneros.

Estos resultados muestran una diferencia importante con aquellos obtenidos por Vuillemieur (1985), quien propone 15 familias y 25 géneros como participantes del Intercambio post-GABI. Estas diferencias se hacen extensivas en el sentido del tránsito y en la posible temporalidad de dicho intercambio (Figura 7.5). Algunos ejemplos de estas diferencias son: dos taxones que propone Vuillemieur no son consideradas aquí, ya que no tienen registros en México; por otro lado, se tiene gran coincidencia en los taxones que pasan del sur al norte, pero no en las temporalidades en que lo hacen. En los taxones que van de norte a sur, Vuillemieur considera varios que son de amplia distribución y, que por lo expuesto aquí, su tránsito fue previo al GABI. Mientras que otros taxones, cuyo tránsito Vuillemieur lo considera tardío, en el Holoceno; en el análisis aquí efectuado, se ubican principalmente en el grupo III del intercambio sur-norte.

Estas diferencias, que en algunos casos no son menores, pueden atribuirse a que la base de interpretación también es distinta, pues mientras Vuillemieur (1985) utiliza los registros más antiguos para definir la dirección del tránsito, aquí se parte de la pertenencia a una región biogeográfica, que en varios casos esta asociada también con la región donde se origina el taxón. Esta situación también nos sugiere que el no considerar los datos de la zona de transición, que corresponde a la de México, le restó claridad en la dirección del tránsito que estaba considerando. Finalmente, Vuillemieur (1985) señalaba que algunos tránsitos aparentes no correspondían con el origen geográfico o con la distribución conocida. De acuerdo con los apartados anteriores, se ha podido observar que, en la temporalidad de nuestro interés, hay una mejor comprensión y correspondencia de los tránsitos aparentes si se toma como punto de partida la afinidad zoogeográfica. Aspecto que nos facilita elaborar algunas aproximaciones sobre la dinámica del GABI.

Taxón	Dirección		Observaciones	
	Norte -Sur	Sur - Norte	Dirección	Temporalidad
Tinamidae		x	✓	tardío
Teratornithidae		x	✓	pre
<i>Milvago</i>		x	✓	✓
Phorusrhacidae		x	NC	NC
<i>Ciconia</i>	x		S-N	✓
<i>Dendrocygna</i>	x		S-N	✓
<i>Anas</i>	x			pre
<i>Mergus</i>	x		✓	✓
<i>Sarcoramphus</i>	x		S-N	pre
<i>Buteogallus</i>	x		S-N	pre
<i>Buteo</i>	x			pre
<i>Spizaetus</i>	x		S-N	pre
<i>Falco</i>	x			pre
Cracidae	x			pre + tardío
Odontophorinae	x		S-N	✓
Cariamidae	x		NC	NC
Phoenicopteridae	x			pre
<i>Burhinus</i>	x		S-N	✓
<i>Jacana</i>	x		S-N	✓
<i>Strix</i>	x			pre
Bucconidae	x		S-N	tardío

Figura 7.5. Comparativo de los taxones que participaron en el intercambio y las direcciones de tránsito, entre los resultados de este estudio y el de Vuilleumier (1985, Tabla IV). En las columnas de observaciones, basado en lo aquí expuesto: (✓) = acuerdo; S-N=sur-norte; NC=no considerado; pre=evento pre-GABI; tardío=evento Holoceno. Explicación en el texto.

Otro elemento que se desprende también de los resultados de Vuilleumier (1985) es que fueron menos los taxones del sur que participaron en el intercambio a partir del establecimiento del puente panameño que los del norte. Fenómeno que también se ha observado en los mamíferos (Marshall *et al.*, 1982) y que se ha relacionado con el hecho de que las variaciones climáticas latitudinales fueron mayores en Norteamérica, por lo que los organismos de biotopos semitropicales tuvieron menos oportunidades para desarrollar su proceso de colonización (Bell *et al.*, 2004).

Sin embargo, si resumimos los resultados del registro fósil contrastado de México y su probable participación en el intercambio a partir de la instalación del puente Panameño, vemos que en el tránsito hay una mayor cantidad de familias con

distribución austral que septentrional. En cuanto a los géneros, la proporción es casi similar (Figura 7.6.).

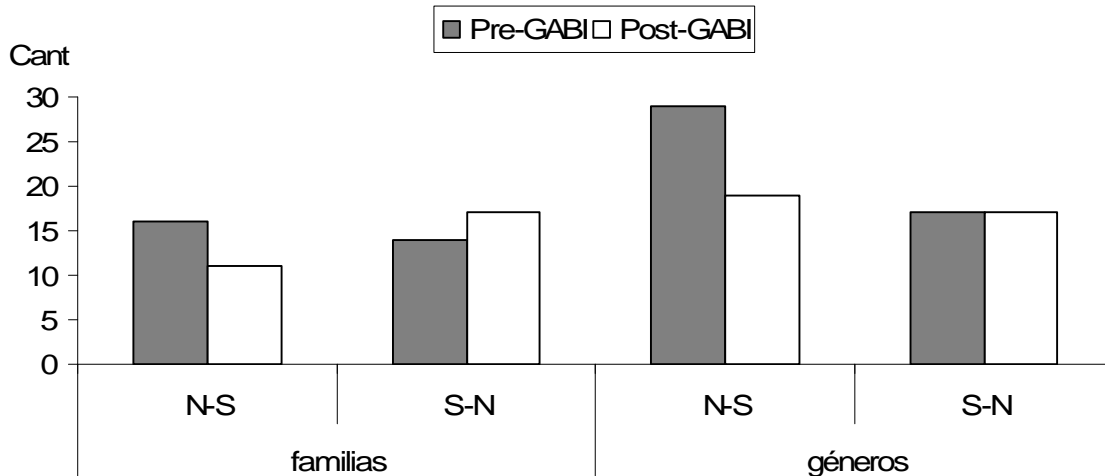


Figura 7.6. Gráfico que muestra la proporción de familias y géneros que participan en el GABI, de acuerdo con los datos aquí expuestos. Se destaca la importancia de los taxones que transitan desde el sur a partir del establecimiento del puente Panameño (GABI).

Este resultado no es tan contradictorio con lo que se había postulado por los autores antes mencionados, ya que ellos se refieren a organismos que arribaron hasta las áreas extremas del continente, y en este caso los datos sugieren que el territorio mexicano, seguramente con Centroamérica, fue la zona activa de intercambio y colonización por parte de las aves en el Cenozoico tardío, donde los cambios de vegetación fueron más continuos, produciendo una gran diversificación de varios géneros. Además, dichos intercambios fueron efectuados desde antes del GABI y, al parecer, también fueron bastante intensos, aspecto que deberá ser estudiado con más elementos en un futuro, y considerando la metodología aquí propuesta.

Estos procesos de intercambio a lo largo del Cenozoico explicarían la alta diversidad de aves que se observa en México, Centroamérica y la Sudamérica tropical (Griscom, 1950; Howell y Webb, 1995; Ramsen *et al.*, 2005). En particular,

para determinar cómo fue este proceso durante el GABI, se optó por contabilizar los registros mexicanos de acuerdo a su afinidad zoogeográfica, como se explica en las premisas, sin considerar a los elementos migrantes y divagantes (Figura 7.7).

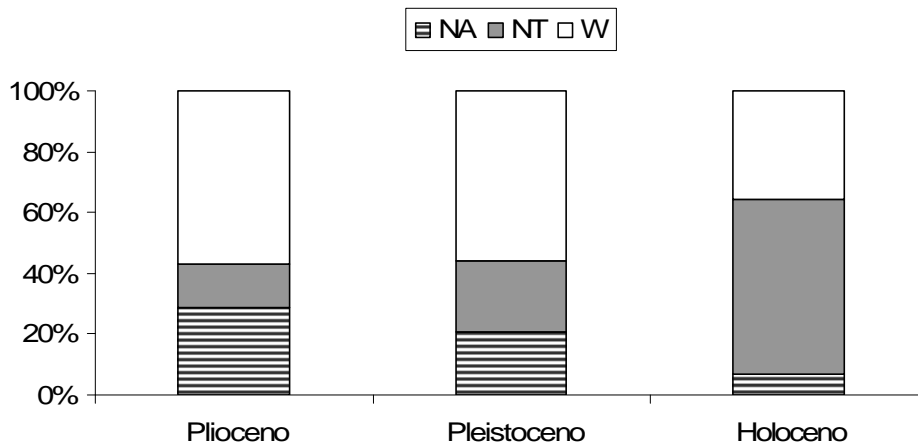


Figura 7.7. Gráfico que muestra la hipótesis sobre la dinámica de cambios en la composición avifaunística durante el Cenozoico tardío. Elaborado con base en las afinidades zoogeográficas del registro fósil contrastado y de los géneros que actualmente se registran en México. Se nota el crecimiento continuo del componente neotropical. Las columnas escaladas al 100%. NA=neárticos; NT=neotropicales; W=amplia distribución. Detalles en el texto.

De acuerdo con estos datos, se observa que en el transcurso del Cenozoico tardío el elemento neotropical es el que va incrementando su proporción contra un empobrecimiento de los elementos de amplia distribución y los de afinidades neárticas. Ello es congruente con los datos que proporciona Vuilleumier (1985), donde se observa que para el mismo período, en Norteamérica, disminuyen las apariciones y se incrementan las desapariciones de géneros.

Estos datos también apuntan en la dirección de señalar que en el Cenozoico tardío hay una diversificación de las aves en el actual territorio mexicano asociada al proceso de intercambio. Esto es debido al ingreso de taxones de afinidad neotropical y, por otro lado, seguramente al surgimiento de endemismos en regiones particulares de México, en particular, en la Sierra Madre del Sur, la Sierra

Madre Occidental y el Cinturón Volcánico Transverso (Escalante Pliego *et al.*, 1998). Si bien se puede asumir que la evolución de esta biodiversidad se encuentra estrechamente relacionada con los cambios ambientales de corto y largo plazo que afectan la disponibilidad de recursos y la competencia, así como el modelado de los paisajes ambientales, entre otros aspectos (Barnosky *et al.*, 2001), sería deseable que este tipo de hipótesis de trabajo sobre el intercambio y la diversificación de las aves de México, sean contrastadas y correlacionadas con estudios paleoambientales de las regiones de interés. Lo cierto por el momento es que los datos aquí expuestos nos revelan que la composición mixta de afinidades zoogeográficas de la avifauna mexicana actual es producto tanto del intercambio post-GABI, ya que fue un elemento crucial para el ingreso de nuevos taxones de ambos extremos del continente, y se puede inferir que el GABI hizo más intenso esos intercambios de fauna, que ya existían desde el Mioceno y el Plioceno temprano.

7.6 Comentarios sobre las extinciones en el Cenozoico tardío.

Es de resaltar que la afinidad zoogeográfica de los géneros nos da otra perspectiva acerca de las extinciones y extirpaciones del período que estamos revisando. De acuerdo con la figura 7.8 se observa que las extinciones al nivel genérico corresponden a aquellos de los que se ha inferido que su afinidad es neártica. Lo que sugiere que fue entre las aves septentrionales donde se produjeron las mayores pérdidas para la biodiversidad americana. Se dio, por tanto, una situación inversa a la que se ha señalado para la mastofauna; donde se postula una mayor extinción de géneros sudamericanos que de norteamericanos (Marshall *et al.*, 1982).

SITUACIÓN	GÉNERO	ESPECIE	AFINIDAD
sp	<i>Anas</i>	<i>bunkerii</i>	ad
sp	<i>Oxyura</i>	<i>zapatima</i>	ad
sp	<i>Podiceps</i>	<i>parvus</i>	ad
sp	<i>Phalacrocorax</i>	<i>goletensis</i>	ad
sp		<i>chapalensis</i>	ad
sp	<i>Coragyps</i> (1)		ad
sp	<i>Spizaetus</i>	<i>grinelli</i>	ad
sp	<i>Strix</i>	<i>brea</i>	ad
sp	<i>Meleagris</i>	<i>crassipes</i>	na
sp	<i>Gymnogyps</i> (1)		na
sp	<i>Rhynchopsitta</i>	<i>phillipsi</i>	na
x	<i>Eremochen</i>	cf. <i>Russelli</i>	na*
x	<i>Wasonaka</i>	<i>yepomerae</i>	na*
x	<i>Ptyolimbus</i>	<i>baryosteus</i>	na*
x	<i>Ailornis</i>	<i>incredibilis</i>	na*
x	<i>Breagyps</i>	<i>clarki</i>	na*
x	<i>Wetmoregyps</i>	<i>daggetti</i>	na*
x	<i>Neophrontops</i>	<i>americanus</i>	na*
x	<i>Neogyps</i>	<i>errans</i>	na*
sp	<i>Ciconia</i>	cf. <i>maltha</i>	nt
sp	<i>Mycteria</i>	<i>wetmorei</i>	nt
sp	<i>Phoenicopterus</i>	<i>stocki</i>	nt
sp	<i>Buteogallus</i>	<i>fragilis</i>	nt
red	<i>Phoenicopterus</i>	<i>ruber</i>	nt
red	<i>Aquila</i>	<i>chrysaetos</i>	na

Figura 7.8. Resumen de los taxones con algún grado de extinción durante el Cenozoico tardío y su relación con la afinidad zoogeográfica. Se muestran los géneros y especies que se consideran extintos en el Cenozoico tardío. Se observa que la mayoría de los géneros extintos son neárticos. Notación por columnas: ESTADO, sp=pérdida de una especie; red=reducción del área de distribución; x=extinción del género. GÉNERO: (1) Se indican estos géneros, aunque en el tratado sistemático fueron referidas a las especies actuales. AFINIDAD: ad=amplia distribución; na=neártica; na*=neártica inferida; nt=neotropical

La mayoría de los géneros de aves de amplia distribución y las de afinidad neotropical han sufrido la pérdida de poblaciones o han visto reducida su área de distribución, como lo muestra el registro fósil tanto con las especies extintas como de registros fuera del área de distribución actual. Es decir que deben considerarse como una extirpación o pérdida local. La mayoría de las aves afectadas de esta manera son de hábitos acuáticos, como son los patos, los zambullidores y los cormoranes, la cigüeña (*Mycteria*) y el flamenco. Un caso particular es el del águila (*Aquila*), de afinidad neártica, con registro fósil en el Pleistoceno de la región central de México, pero que hoy sólo se encuentra en la parte norte del Altiplano (Howell y Webb, 1995).

Las extinciones al nivel de género a las que nos referimos corresponden a dos anátidas del Plioceno (*Wasonaka* y *Eremochen*). El norte de México constituyó al parecer su límite meridional de distribución geográfica y dado que sólo se conocen de localidades de Estados Unidos y del norte de México es muy probable que ésta sea su región de origen, aunque no puede descartarse que fuesen holárticos como la mayoría de los anátidos.

El resto corresponden a aves carroñeras y predadoras (*Teratornis*, *Breagyps*, *Wetmoregyps*, *Neophrontops*, *Neogyps*), que se extinguen a lo largo del Pleistoceno. Se ha señalado que la desaparición de estos taxones pudiera estar asociada a la extinciones de megafauna de mamíferos provocadas por el ingreso del hombre en el continente americano, lo que dio lugar a la ruptura de la cadena alimentaria (Steadman y Martín, 1984). Este aspecto, que según las evidencias disponibles no fue el único, como se discutirá con más detalle en el siguiente capítulo.

El caso de *Ailornis* es interesante toda vez que su distribución se infiere que puede ser neártica por su registro fósil en Estados Unidos y en México, pero pertenece a una familia de origen sudamericano tropical que se extingue totalmente. Posiblemente este género represente la expansión más septentrional de los teratornítidos.

La explicación de estas extinciones puede estar relacionada con diversos factores ambientales que muy posiblemente sean concurrentes. Entre ellos está el incremento de la estacionalidad que se ha detectado en la transición Mioceno-Plioceno, donde hay un incremento de bajas temperaturas y escaso régimen pluvial, condiciones ambientales que intensificaron la aridez y el descenso de temperatura en los últimos 10 Ma, con un pulso cálido alrededor de los 3 Ma (Graham, 1998; Bell *et al.*, 2004). Otro factor pudo ser la transformación del tipo de pastizales que inicia desde el Mioceno tardío, donde hay un incremento de las plantas que usan C₄ en la fotosíntesis. Este proceso se ha asociado con un

recambio en las especies de ungulados (MacFadden; 2000. Bell *et al*, 2004), que seguramente servían de alimento a las aves de presa y carroñeras, y que se vieron afectadas por estos cambios. Un tercer elemento consistió en una combinación de eventos de vulcanismo intenso alternados con períodos de actividad reducida. De las fases caracterizadas por una elevada actividad volcánica, existen evidencias en el Mioceno tardío (10-8 Ma), en el Plioceno (5- 3 Ma), y otro más en la Transición Plioceno-Pleistoceno (Ferrari, 2000). Estos eventos cambiaron los escenarios ambientales al nivel local y regional. El Cinturón Volcánico Transversal es un producto progresivo de estos fenómenos, que inician en el Mioceno y se termina de modelar en su estado actual durante el Pleistoceno (Ferrari, 2000).

A estos profundos cambios ambientales debe sumarse la importancia de las glaciaciones en el Pleistoceno. Para ello cabe destacar el cambio conceptual de correlacionar los mamíferos fósiles con el modelo de cuatro periodos glaciales y tres interglaciales, que fue de amplia aplicación (p. ej., ver Kurtén y Anderson, 1980). La utilización de isótopos de oxígeno permitió determinar la existencia de más de 74 fluctuaciones climáticas en los últimos 2 Ma. Uno de los intervalos más fríos se data cerca de 18 ka, conocido como el Último Máximo Glacial (Ruddiman y Wright, 1987; Webb *et al.*, 2003; Bell *et al.*, 2004).

Estos cambios continuos que debieron afectar a la vegetación sugieren también que los intercambios de aves durante el Pleistoceno pudieron ser más intensos. Por ejemplo, se ha propuesto que durante el Último Máximo Glacial, cuando el casquete septentrional de hielo se extendió por Norteamérica hasta los 40° N, la extensión latitudinal que recorrían las aves migrantes debió acortarse para aquellas que actualmente anidan al norte de dicha latitud. Además, las aves encontraban más alternativas de abastecimiento en su ruta, pues en esta fase se forman grandes lagos en el interior del continente (Newton, 2003; Webb *et al.*, 2003). Sin embargo, no existen evidencias de cambios importantes en las rutas migratorias de las aves a lo largo del Pleistoceno (Elphick, 2007). Las aves

terrestres o con limitadas capacidades de dispersión, tienen una mayor dependencia del hábitat, por lo que seguramente su tránsito fue más dilatado y acorde con los continuos cambios latitudinales de vegetación asociados a los períodos glaciares e interglaciares. Aspecto que seguramente en el futuro podrá estudiarse mejor.

Otros elementos ambientales a considerar, asociados a procesos locales o de corto plazo, son la intensificación de la competencia debido a que las dispersiones intercontinentales se incrementan en magnitud y frecuencia. Tan sólo entre el Blancano y el Rancholabreano se cuentan hasta siete eventos de este tipo, de los que el más importante es el denominado GABI, durante el Blancano tardío, del cual se conoce bien el ingreso de una gran diversidad de edentados y megaroedores, y en menor grado de ungulados y microfauna, (Webb, 1991; Webb *et al.*, 2003; Bell *et al.*, 2004). También se ha sugerido como hipótesis que otros grupos como aves, roedores y primates seguramente participaron en esta migración, pero sin dejar registro fósil (Webb y Rancey, 1996). Un indicio de ello son los datos aquí expuestos, que sugieren procesos intensos de migración, pero que no pueden asociarse a los eventos señalados debido a que no se tiene una cronología refinada.

En realidad, queda claro que falta todavía un conocimiento detallado de estos escenarios y de los procesos que les dieron origen, sobre todo en aspectos como los orígenes de la fauna migrante, la creciente evidencia de la importancia que tuvieron los taxones de procedencia boreal y la correlación con el registro de la flora fósil en Estados Unidos y México, razón por la que siguen siendo temas de investigación actual (Metcalf *et al.*, 2000; Bell *et al.*, 2004). Sin embargo, se considera que tanto las extinciones como los intercambios de aves pueden ser explicados a partir de esta hipótesis de trabajo, que integra los rasgos determinantes que afectaron la dinámica de los escenarios ambientales en el Cenozoico tardío.

7.7 Pronósticos para el registro de aves en México.

Una de las preguntas tradicionales, cuando se trata el registro fósil, se refiere a la duda de qué tan completo es éste. Pero, desde Darwin (1859) sabemos que es una evidencia incompleta y sujeta a interpretación científica. Recientemente se han establecido una serie de criterios que nos pueden indicar sus alcances (Benton, 1998, Fountaine, 2005), autores que han ofrecido diversas propuestas para reconstruirlo.

Una de ellas, simple y directa, fue la aplicación del criterio de “censo mínimo”, explicado en las premisas de este capítulo. Una consecuencia directa de su aplicación es que las presencias obtenidas por este criterio se convierten en un pronóstico de registros. En este caso son taxones de los que no hay registro fósil en México, pero que debido a su presencia en las zonas adyacentes (Estados Unidos y Sudamérica) y a que su distribución no es discontinua, en consecuencia es muy probable su presencia en los escenarios del Cenozoico tardío en México.

Este tipo de registros, que sólo es aplicable a taxones conocidos, puede ser útil para complementar análisis generales, como el ejercicio que aquí se ha hecho con las afinidades zoogeográficas. Sin embargo, debe señalarse que los registros aquí obtenidos no fueron utilizados en los apartados previos, al considerar que antes de ello deben ser revisados y verificados, como se discuten a continuación.

Para el registro fósil mexicano del Pleistoceno, habría que agregar 13 taxones más, unos debido a que extienden su rango temporal, y otros debido a que son adiciones al registro general. Dos taxones deben ser descartados al considerarse otras evidencias (Figura 7.9).

FAMILIA	GÉNERO	AZ	NORTEAMÉRICA			MÉXICO			SUDAMÉRICA		
			PLI	PLE	HOL	PLI	PLE	HOL	PLI	PLE	HOL
Anatidae	<i>Mergus</i>	na	1	1	1		P	1		1	1
Accipitridae	<i>Amplibuteo</i>	na	1	1			P			1	
Anhingidae	<i>Anhinga</i>	nt	1	1	1	P	1	1			1
Threskiornithidae	<i>Eudocimus</i>	nt	1	1	1		P	1		1	1
Threskiornithidae	<i>Platalea</i>	nt		1	1		P	1		1	1
Cathartidae	<i>Sarcoramphus</i>	nt	*			P	P	1		1	1
Rallidae	<i>Laterallus</i>	nt	1	1	1		P	1		1	1
Rallidae	<i>Porzana</i>	nt		1	1		P	1		1	1
Jacanidae	<i>Jacana</i>	nt		1	1		P	1		1	1
Rallidae	<i>Porphyrio</i>	w		1	1		P			1	1
Rallidae	<i>Gallinula</i>	w	1	1	1		P	1		1	1
Recurvirostridae	<i>Himantopus</i>	w	1	1	1		P	1		1	1
Picidae	<i>Melanerpes</i>	w	1	1	1		P	1		1	1
NO CONSIDERADOS											
Accipitridae	<i>Geranoaetus</i>	nt		1			P			1	1
Falconidae	<i>Milvago</i>	nt		1			P			1	1

Figura 7.9. Resumen del pronóstico de taxones que podrían estar registrados para el Cenozoico tardío de México. El cuadro está elaborado con base en los resultados de la aplicación del criterio de continuidad, como se explica en las premisas. Explicación en el texto.

En el primer caso, sólo se encuentra la anhinga (*Anhinga*). De ella existía su registro pleistocénico en Jocotepec, pero la presencia en las regiones adyacentes durante el Mioceno indican que su rango temporal puede extenderse al Plioceno. Ello podría explicar su amplia distribución en prácticamente todo el continente (A.O.U., 1998; Elphick *et al.*, 2001). Esta distribución también ha llevado a considerar que forma una superespecie junto con las poblaciones del Viejo Mundo (*A. rufa*, *A. melanogaster*, y *A. novaehollandiae*) (Remsen *et al.*, 2005).

El otro taxón que ampliaría su registro temporal para el Plioceno y el Pleistoceno es el zopilote rey (*Sarcoramphus*), cuya única especie (*S. papa*) actualmente se encuentra desde el sureste de México hasta el norte de Argentina (Howell y Webb, 1995). De hecho se ha propuesto que los catártidos emigraron al Nuevo Mundo en el Eoceno y que éste género surge en el Plioceno de Norteamérica (Cracraft y Rich, 1972). Para el Pleistoceno este género ya se encuentra en Perú (Campbell, 1979; Emslie, 1988). Recientemente se anunció un probable registro

pleistocénico en Argentina (Noriega, com. pers. 2001), lo que confirma su amplia distribución en el pasado y la necesidad de considerarlo en el registro fósil mexicano. Sin embargo, la dinámica de los catártidos en el intercambio pre y post-GABI sigue siendo objeto de debate, pues los datos más recientes sugieren una presencia del grupo desde el Mioceno tardío en Argentina (Tambussi y Noriega, 1999) y Perú (Stucchi y Emslie, 2005). Es decir un período más temprano de lo que se había supuesto.

De las adiciones que se hacen para el Pleistoceno, la mayoría son de aves acuáticas con amplias capacidades de dispersión, incluso varias se consideran como parte de superespecies, aspecto que debe ser considerado cuando se estudien o describa algún ejemplar fósil de estos taxones.

Una de ellas es el mergo (*Mergus*), que es de afinidades holárticas y habita las áreas boscosas del norte, aunque son conocidas las capacidades migratorias de las poblaciones septentrionales. Por tanto, es probable que en una época fría esta especie ampliase su distribución y llegase a Sudamérica, donde hoy sólo tiene un representante (*M. octosetaceus*) (Remsen *et al.*, 2005). En México su estatus es de migrante o divagante (Howell y Webb, 1995). En cuanto al ibis (*Eudocimus*), su registro fósil se conoce desde el Mioceno de Estados Unidos. Tanto el *Ibis* (*Eudocimus*) como la espátula (*Platalea*) son géneros con gran capacidad de migración y dispersión en respuesta a los cambios en los cuerpos de agua y zonas para la reproducción (Elphick *et al.*, 2001).

Entre las vadeadoras, algunas de las especies halladas pertenecen a la familia cosmopolita Rallidae, que en México actualmente son migradoras invernales. Las polluelas (*Porzana*, *Laterallus*) se distribuyen ampliamente en el continente, mientras que la gallineta (*Gallinula*) es cosmopolita. También se encuentra la gallareta (*Porphyrio*), donde se han incluido recientemente todas las especies del género *Porphyrio* (A.O.U. 1998; Banks *et al.*, 2004; Remsen *et al.*, 2005). Este género es capaz de recorrer largas distancias durante sus migraciones, por lo que

cabe esperar su presencia en el registro pleistocénico de México, donde en la actualidad, la gallareta morada (*P. martinica*) tiene poblaciones residentes en el área neotropical y parte del Cinturón Volcánico Transversal (Howell y Webb, 1995).

En cuanto al candelero (*Himantopus*), sus especies se consideran que forman una superespecie de amplia distribución mundial, e incluso se han observado contactos e hibridación entre *H. mexicanus* y *H. melanurus* en Sudamérica (Pierce, 1996; Remsen *et al.*, 2005). La jacana (*Jacana*), también forma una superespecie en el continente (Remsen *et al.*, 2005).

Respecto a los taxones terrestres, se encuentra el género extinto *Amplibuteo*, que se ha identificado en el Plioceno de Perú y en el Pleistoceno tardío en Estados Unidos, donde recientemente se ha descrito una nueva especie (Emslie y Czaplewski, 1999). Un nuevo hallazgo en Cuba se considera similar al taxón estadounidense (Suarez, 2004). Por la amplitud de su rango geográfico es muy probable que se encuentre en localidades mexicanas.

Por otro lado, también sería probable encontrar a algún representante de la tribu Melanerpini de los carpinteros, que es una de las cuatro tribus que tiene asimismo representantes en Sudamérica (Winkler y Christie, 2002). Actualmente se conocen en México y hay registro en varias localidades del Pleistoceno de Estados Unidos y Sudamérica (Brodkorb, 1971; Parmalee y Klippel, 1982).

Una situación distinta ocurre con dos taxones cuya presencia probable vendría indicada mediante la técnica del censo mínimo. No obstante, al considerar otras evidencias, observamos contradicciones, tal como se vio antes en el caso del género *Vanellus*. *Geranoetus* es el género monoespecífico del águila mora, y que sólo se encuentra en Sudamérica. Su posición sistemática es objeto de discusión, habiendo sido incluido por algunos autores tanto en el género *Buteo* como en *Buteogallus* o *Leucopternis* (Remsen *et al.*, 2005). A este taxón se le atribuyó un antiguo registro en Estados Unidos, que posteriormente se asignó a *Buteo*

(Brodkorb, 1964). En consecuencia, no existe una idea clara sobre su distribución geográfica en el pasado y no puede ser considerado como un pronóstico.

Por otro lado, está el caso del halcón de la tribu Caracarini (*Milvago*), que actualmente se encuentra en zonas abiertas tropicales y subtropicales, desde Centroamérica y el Caribe hasta el Norte de Argentina (Meyer de Schauensee, 1982; Remsen *et al.*, 2005). Los registros fósiles del Pleistoceno tardío son de Florida (Campbell, 1980; Emslie, 1998). Es muy probable que su llegada a esta región fuese siguiendo la vía migratoria del Caribe, lo que hace muy incierta su presencia en México.

7.8 Consideraciones finales sobre el intercambio.

El México actual se encuentra en una amplia zona cuya compleja fisiografía se ha modelado desde el Mioceno y ha adquirido sus principales rasgos entre el Plioceno y el Pleistoceno. Esto ha dado lugar a una serie de procesos de dispersión, diversificación y extinción de su avifauna.

Anteriormente, se había sobrevalorado el papel que tuvieron las glaciaciones pleistocénicas en esos procesos de diversificación, idea que, con matices, se mantuvo como la referencia obligada durante prácticamente la segunda mitad del siglo XX (Mayr, 1946; Griscom, 1950; Selander, 1965; Steadman y Martín, 1984). En los últimos años, el debate resurge a partir de que se considera que en realidad la tasa de especiación en este periodo se ralentiza (Klicka y Zink, 1997; Zink *et al.*, 2004 *versus* Johnson y Cicero, 2004). Los estudios de ADN mitocondrial y las calibraciones de relojes moleculares, también debatidas, así como ejercicios de simulación estadística sugieren que el Pleistoceno no es particularmente importante en dicha diversificación para todas las aves (Zink y Klicka, 2006). Es decir, se ha redimensionado el papel de estos ciclos climáticos en algunos fenómenos bióticos que suceden durante el Pleistoceno. Parece que la alternancia de estadios e interestadios han contribuido en algunos casos a la

separación de pares de especies muy cercanas, mientras que en otros casos causaron una diversificación filogeográfica, que se puede observar en poblaciones que ahora se consideran conespecíficas (Lovette, 2005). Para otros grupos, como las galliformes holárticas, se ha señalado que las fluctuaciones climáticas miocénicas fueron las que afectaron su diversificación (Drovetski, 2003).

La investigación de estos eventos todavía se encuentra en desarrollo, por lo que el registro fósil y las explicaciones históricas seguirán siendo modelos de trabajo para entender el origen de la diversificación y la dinámica biogeográfica a distintas escalas de análisis. Lo que permite señalar la necesidad de reencontrar los puentes entre la información neontológica y la paleobiológica, pues en esa medida se podrá tener una visión integrada y un sistema de evidencias independientes que permiten construir hipótesis con mayor capacidad explicativa.

8. LAS RELACIONES HOMBRE-AVE EN LA CUENCA DE MÉXICO DURANTE EL PLEISTOCENO TARDÍO

8.1 Antecedentes

En los contextos arqueozoológicos el estudio de las relaciones que el hombre ha mantenido con las aves comprende de manera principal aquellas que se relacionan con los aspectos alimentarios, tecnológicos y rituales, mismas que se derivan a partir de una serie de evidencias físicas, tales como los cortes, las quemaduras y los pulimentos, entre otros. También es objeto de estudio la representación esquelética, la disposición espacial en depósitos rituales, la presencia de individuos completos o una selección de sus partes, etc.

Sin embargo, existe una serie de contextos, particularmente en aquellos donde se sugiere la presencia del hombre temprano como cazador-recolector, en los que la evidencia física del uso en los huesos animales no se encuentra disponible. Se han supuesto diversas razones para este hecho, que van desde la falta de aprovechamiento, hasta el destazamiento de meso y microfauna sin herramientas o el transporte de piezas cárnicas, varias de ellas basadas en la observación etnológica. O bien que el origen del depósito no es cultural, y es producto de procesos tafonómicos equifinalistas por parte de organismos predadores o rapaces.

La caracterización de los agentes acumuladores de restos en el caso de las aves ha dado lugar a una creciente literatura de corte tafonómico, donde se intentan establecer los patrones de marcas de consumo dejados por distintas aves rapaces para diferenciarlos de los patrones de uso cultural (p. ej: Andrews, 1990; Bochenski, 2005; Laroulandie, 2000, 2005).

Otros autores se han planteado establecer perfiles esqueléticos con base en radios o índices, para diferenciar un depósito cultural de uno natural (Mourer-Chauviré, 1983; Ericson, 1987, Livingstone, 1989). El índice de Mourer-Chauviré parte del supuesto de que los depósitos con un origen humano tendrían una alta frecuencia de huesos apendiculares, pues son las partes con mayor contenido

cárnico y de más fácil transporte. El de Ericson busca determinar que tan completo es el registro observado de piezas apendiculares contra un patrón esperado, estableciendo que cualquier desviación puede deberse a la acción de depredadores o carroñeros, entre los que se incluyen a los homínidos.

Se ha puesto mucho énfasis en que es insuficiente el solo uso de alguno de estos índices para diferenciar el origen de la acumulación, ya que también deben considerarse aquellos factores que producen perfiles similares o convergentes (Livingston, 1989; Lyman, 1994; Laroulandie, 2000; 2005; Morales y Antipina, 2003). Por tanto, se recomienda contrastar los resultados del índice contra evidencia independiente para sustentar cualquier conclusión.

Recientemente, Bovy (2002) retomó la idea de evaluar como un signo cultural la tendencia de que en las tafocenosis predominen los restos de extremidades, considerando que es un hecho mediado por la densidad de los huesos, que es una expresión de su modo de vida. Sin embargo, sus resultados tampoco fueron concluyentes. Esta propuesta metodológica también fue aplicada en la localidad mexicana de El Cedral y tampoco se encontró que la densidad o el modo de vida influyeran en la frecuencia de los restos apendiculares (Corona-M, 2003a). En esa muestra se consideró como una explicación alternativa el modelo de desarticulación anatómica (Davis y Briggs, 1998) como el que mejor esclarecía esa tendencia. Sin embargo, para contrastar dicho modelo se requiere todavía ampliar los estudios experimentales.

La sinantropización es otro modelo que surge ante la falta de evidencia cultural tangible; aunque está poco difundido y utilizado, seguramente por sus debilidades metodológicas. Éste intenta explicar la presencia de aquellas aves silvestres que mantienen un contacto y colonizan los asentamientos humanos (Iankov 1983 *apud* Boev, 1993). La premisa es que algunas aves se adaptan rápidamente a los cambios que el humano introduce en el ambiente, por lo que los asentamientos representan ventajas, como abundancia de alimento, facilidad de anidamiento y

menor número de depredadores. Por tanto, su identificación en los sitios no representa necesariamente un uso cultural.

El modelo es de carácter cualitativo e intuitivo, consiste en asignar a categorías las aves identificadas, de acuerdo al tipo de asentamiento donde se encuentran presentes. Boev (1993) utiliza cinco categorías, tres de ellas se refieren a asentamientos permanentes o urbes, que no consideramos aplicables a las localidades que aquí se discuten. Las otras dos son categorías que se refieren a sitios de ocupación temporal, donde las aves sinantrópicas se caracterizan como estacionales y pasivas. La primera se refiere a las migratorias, aquellas visitan las áreas donde se localizan los asentamientos durante ciertos períodos del año, debido a condiciones tróficas o microclimáticas. Las pasivas son las que pueden reproducirse y colonizar los asentamientos, ocupando lugares análogos a los de su hábitat natural. Como resultado de su análisis se identifican como aves sinántrópicas los córvidos, patos, passeriformes, así como algunas rapaces y aves carroñeras.

Un tercer modelo es el “barrido” (*blitzkrieg*) de especies (Martín, 1967). En él se parte de la hipótesis de que el ingreso y avance de las poblaciones humanas en el continente americano durante el Pleistoceno tardío provocaron una sobrecacería de especies que afectó las cadenas alimentarias y dio lugar a la extinción o extirpación de especies. Sin embargo, esta hipótesis aunque ha sido objeto de debate, su única evidencia en las localidades continentales es indirecta, porque sólo se refiere a las especies extintas.

En el caso de las aves, se desarrolló una controversia entre Grayson (1977) quien refuta la hipótesis, y Steadman y Martin (1984), que la apoyan. En fechas recientes el debate general se renovó y se sintetizaron las evidencias acumuladas en este tiempo, aunque tampoco se llegó a una conclusión definitiva sobre si el hombre o los cambios ambientales han sido la causa principal de la extinción

masiva de fines del Pleistoceno (Grayson y Meltzer, 2003; Fiedel y Haynes, 2004; Koch y Barnosky, 2006).

En el caso de México, se ha intentado avanzar en precisar algunos aspectos sobre el tema, ya que al contrastar la propuesta de Steadman y Martin (1984) de que la extirpación de los flamencos había sido causada por el hombre, con los datos y las inferencias que se obtuvieron en la localidad de Tocuila (Corona-M, 2003b), se llegó a la conclusión que no había elementos que la apoyaran. En cambio los datos paleoambientales de la región sugerían cambios radicales para el centro de México, que podrían constituir una explicación más probable.

Sin embargo, con la excepción del tafonómico, los demás modelos son de carácter intuitivo y cualitativo, por lo que sus conclusiones y propuestas son objeto de debate continuo. Por tanto, en este capítulo se propone explorar algunas rutas alternativas, varias de ellas procesadas por métodos multivariantes, para que ante la falta de evidencia física se pueda inferir la posible relación entre humanos y aves en las localidades con presencia temprana del hombre en la Cuenca de México.

8. 2 Premisas

1. Se utiliza como escenario la Cuenca de México, pues sus datos provienen de una misma región geográfica, sus localidades son relativamente contemporáneas entre sí, ya que todas se consideran del Pleistoceno final (Rancholabreano), y además se encuentran tanto localidades que se presumen son depósitos culturales, como otras de las que no se tiene certeza del origen de la acumulación (Figura 8.1). Para ello se medirá la afectación tafonómica de las localidades mediante uno de los perfiles esqueléticos más definido, como es el índice de Ericson (1987).

2. Se considera que una evidencia indirecta que sugiere el uso de las aves es la diversidad registrada. Esta medida se propone usarla para evaluar si las

localidades que aquí se discuten, y tienen más de un taxón, pueden ser comparables entre sí, y también para evaluar el supuesto de que las localidades con presencia de poblaciones humanas tienden a ser menos diversas que un depósito natural, debido a una selección de las especies útiles del entorno. Para este comparativo se usará el índice de diversidad taxonómica (Clarke y Warwick, 1998), de acuerdo con lo expuesto en el capítulo de métodos.

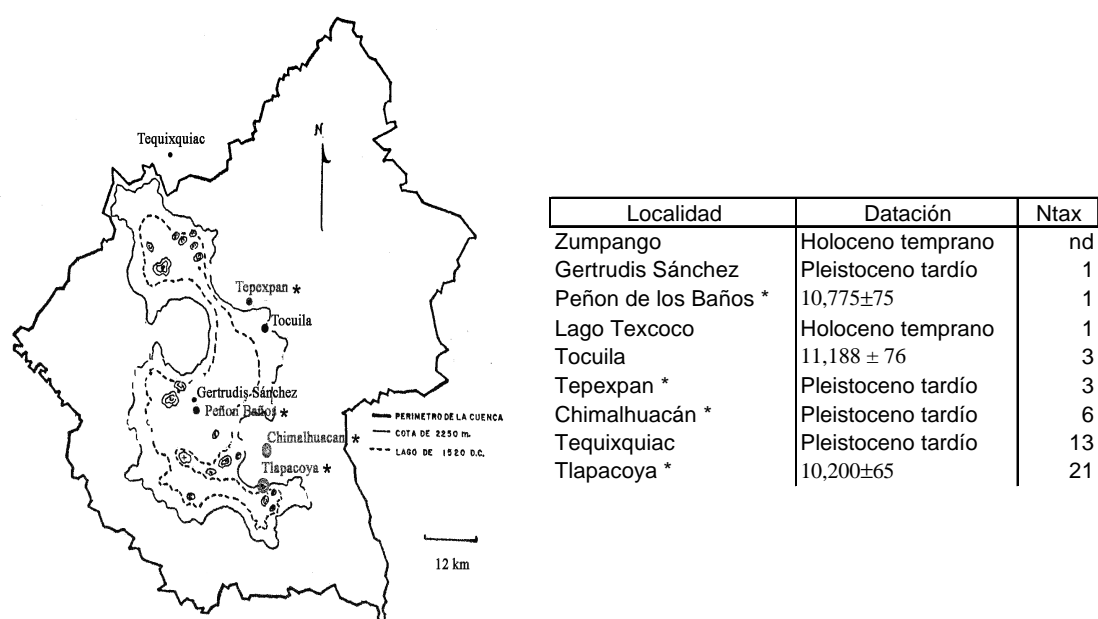


Figura 8.1. Resumen de las localidades de la Cuenca de México. a) a la izquierda, mapa con su ubicación aproximada; b) Tabla con número de taxones registrados por localidad y dataciones disponibles. (*) = localidades con signos de presencia humana.

3. Un caso particular que se analizará es el de las aves acuáticas, toda vez que este grupo debió de ser la base de uno de los principales recursos de subsistencia en los asentamientos de la región, puesto que pudieron ser cazadas con las artes manuales disponibles en ese momento (piedras, redes, lanzas, arcos y flechas), aspectos que estarían relacionados con el tamaño corporal y con la disponibilidad de las presas. El primero puede ser evaluado según el peso promedio del ave y el

segundo se evalúa a través de las características tales como estacionalidad (especies migratorias o residentes), y rasgos del hábitat que ocupan (aguas superficiales, profundas o en ambas). La hipótesis es que los sitios de ocupación humana deben diferenciarse de los depósitos naturales de acuerdo con estas características. Para ello, estos datos se procesan mediante el análisis multivariante de correspondencias, de acuerdo con lo que se explica en el apartado de métodos.

4. Se considera que la sinantropía se caracteriza por la reducción de la diversidad que existe en los entornos de los asentamientos humanos. Una evaluación de esta característica, en lugar de realizarla de forma intuitiva, se puede hacer a través de la diversidad registrada, procesando un dendrograma que compare las localidades por su contenido taxonómico (modo R), de acuerdo a lo expuesto en métodos. La hipótesis es que debido a las diferencias de diversidad, los sitios con ocupación humana se agruparán de manera distinta a los naturales. Unos resultados opuestos a la hipótesis de partida, nos permitirían inspeccionar las probables causas del agrupamiento.

5. Para analizar el caso de la extinciones y extirpaciones y su posible relación con las localidades donde hay presencia humana, se elabora una tabla de contingencia y se mide el valor de asociación a partir del estadístico ji cuadrada, lo que nos dará una estimación de la importancia que tuvo la presencia del hombre en estos procesos.

8.3 Caracterización avifaunística de la Cuenca de México.

En la figura 8.1 se muestra la ubicación dentro de la Cuenca de México de las localidades que se discuten en este capítulo, así como las dataciones más aceptadas que indican la presencia humana en la zona de estudio durante la transición del Pleistoceno tardío al Holoceno temprano.

Al integrar las aves identificadas en ocho localidades se establece un total de 31 especies, que se pueden dividir en tres grandes grupos: 22 que son acuáticas, siete rapaces y dos passeriformes (Figura 8.2).

especie	chimal	tepexp	tlapa	penban	toquilla	tequix	sjá	gersan
<i>Branta canadensis</i> *			x					
<i>Anas strepera</i>					x			
<i>Anas cyanoptera</i>					x	x		
<i>Anas acuta</i>						x		
<i>Aythya americana</i>						x		
<i>Aythya collaris</i>						x		
<i>Aythya affinis</i>	x							
<i>Gavia cf. immer</i> *			x					
<i>Podiceps podiceps</i>		x	x					x
<i>Podiceps parvus</i> *	x		x					
<i>Podiceps nigricollis</i>			x					
<i>Aechmophorus occidentalis</i>	x		x					
<i>Pelecanus erythrorhynchus</i>			x	x				
<i>Phalacrocorax auritus</i> *		x	x					
<i>Ardea alba</i>			x					
<i>Egretta thula</i>			x					
<i>Nycticorax nycticorax</i>			x					
<i>Ciconia cf. maltha</i> *						x		
<i>Brachyotus clarki</i> *						x		
<i>Phoenicopterus ruber</i> *	x	x			x			
<i>Aquila chrysaetos</i> *						x		
<i>Spizæetus grinnelli</i> *						x		
<i>Caracara cheriway</i>						x		
<i>Falco</i>			x					
<i>Falco mexicanus</i>			x					
<i>Fulica americana</i>	x							
<i>Grus canadensis</i> *							x	
<i>Recurvirostra americana</i>	x							
<i>Tyto alba</i>			x					
<i>Corvus corax</i>			x					
<i>Toxostoma ocellatum</i>						x		

Figura 8.2. Resumen de taxones identificados en localidades de la Cuenca de México para el Pleistoceno tardío. Notación: (*) = taxón extinto o extirpado; los encabezados de columna en gris son localidades con signos de presencia humana.

Las acuáticas se pueden subdividir de manera gruesa en gansos y patos, entre los que destacan el ganso canadiense (*Branta canadensis*), la cerceta café (*A.*

cyanoptera), el pato pinto (*Anas strepera*) y el pato golondrino (*Anas acuta*), el pato cabeza roja (*Aythya americana*), el pato boludo (*Aythya affinis*) y el pato piquianillado (*Aythya collaris*). Pertenecientes a otros grupos de aves nadadoras, se tiene el zambullidor (*Podilymbus podiceps*), el zambullidor orjeudo (*Podiceps nigricollis*), el zambullidor occidental (*Aechmophorus occidentalis*), así como una especie extinta: *Podiceps parvus*. Otras son la gavia común (*Gavia cf. immer*) y el cormorán bicrestado (*Phalacrocorax auritus*). De las acuáticas vadeadoras, se han registrado la garza blanca (*Ardea alba*), la garcita blanca (*Egretta thula*), la gallareta americana (*Fulica americana*), el pelícano blanco (*Pelecanus erythrorhynchus*), la avoceta (*Recurvirostra americana*), la garza nocturna (*Nycticorax nycticorax*), la grulla americana (*Grus canadensis*), el flamenco rosado (*Phoenicopterus ruber*) y la cigüeña extinta (*Ciconia cf. maltha*).

Hay varios hallazgos de aves predadoras diurnas recientes, como son el águila real (*Aquila chrysaetos*), extirpada de la Cuenca y cuyo rango de distribución actual no sobrepasa el norte del Altiplano de México. Entre los halcones, se ha identificado el pradeño (*Falco mexicanus*), un halcón no identificado (*Falco* sp.) y el caracara (*Caracara cheriway*). Estos taxones se encuentran actualmente en la región, aunque con poblaciones muy disminuidas debido a la presión urbana. Además, aparecen dos águilas extintas: *Spizæatus grinelli* y *Breagyps clarkii*. Sólo se encuentra una predadora nocturna, la lechuza común (*Tyto alba*), de amplia distribución. Finalmente, sólo se han encontrado restos de dos paseriformes, del cuervo común (*Corvus corax*), también de distribución cosmopolita, y del cuicilacoche (*Toxostoma cf. T. ocellatum*), que es un ave residente en el centro de México. Es muy destacable que este grupo, el más numeroso y diverso en la actualidad, esté casi totalmente ausente en el registro regional. Es muy probable que ello sea un sesgo debido a la aplicación de técnicas manuales para la recuperación de fósiles, además de que, por su tamaño pequeño, los restos son más susceptibles de ser eliminados del registro fósil por fenómenos tafonómicos.

Por otro lado, también llama la atención la ausencia de grupos que comúnmente se consideran parte de los ambientes humanos, principalmente las carroñeras, y las galliformes. Estas últimas seguramente constituyeron un recurso de caza muy asequible y posteriormente se convirtieron en un recurso clave de las sociedades sedentarias de la Cuenca, como fue el caso del guajolote (*Meleagris gallopavo*). De esta ave se han identificado restos en las localidades pleistocénicas de San Luis Potosí y Nuevo León. El hábitat de bosque templado se encuentra también en las cercanías de los cuerpos de agua de la Cuenca, y sin embargo en las tres localidades con mayor diversidad aviar no hay restos de esta especie. Difícilmente se puede argumentar que sus restos no se preservan, pues su alta densidad mineral facilita su preservación, aunque de manera diferencial entre sus huesos (Dirrigl, 2001).

Estos datos sugieren que en esta región el guajolote no estaba presente o poseía poblaciones naturales muy reducidas. Incluso si se consideran localidades más tardías como la de Zohapilco (Niedeberger, 1987), se puede asumir que hasta los 4.5 ka (2,500 A.C.) esta ave no era un recurso importante para las poblaciones asentadas en el sur de la Cuenca, para las cuales la cacería jugaba un papel relevante en la obtención de recursos. Por tanto, cabe considerar como una hipótesis probable que esta ave se haya expandido más tardíamente a través del comercio o del transporte humano, en sociedades consolidadas que ensayaban su domesticación. Sin embargo, este es un aspecto que deberá ser investigado en el futuro, con más datos.

En resumen, esta diversidad aviar claramente se corresponde con el paisaje propio de los paleolagos de la Cuenca de México, indicando también la presencia de lugares abiertos y bosques no muy densos. Ciertamente en el futuro será necesario hacer una caracterización más detallada de los paleoambientes representados dentro de la Cuenca, ya que debieron de existir diferencias entre las comunidades de aves como consecuencia de los grados de salinidad que se encuentran en cada uno de los cuerpos de agua de la Cuenca de México. Por

ejemplo, el flamenco se presenta en tres localidades orientales. En Tepexpan y Tocuila se observa que los fósiles están asociados a localidades con una baja diversidad de aves, como se esperaría en los sitios salinos donde habita esta especie. En cambio, Chimalhuacán es la otra localidad donde también se registra el flamenco, pero aquí la diversidad asociada es mayor. Ello sugiere que el hábitat era menos salino, o bien se encuentran representadas dos etapas distintas del mismo cuerpo de agua. Sin embargo, con los elementos disponibles no se puede llegar a conclusiones más detalladas.

8.4 Evaluación tafonómica.

El índice de Ericson se ha podido aplicar sólo en tres localidades, Chimalhuacán, Tepexpan y Tequixquiac, cuyos resultados son: 67%, 75% y 25%, respectivamente (Figura 8.3).

Para las dos primeras localidades los valores sugieren que son depósitos naturales, un resultado aparentemente contradictorio con la condición de sitios con ocupación humana. Sin embargo, estos valores también indican la complejidad tafonómica que pueden tener este tipo de sitios, ya que seguramente fueron sitios de ocupación temporal. Al encontrarse en las orillas de los paleolagos los cuerpos de los organismos que mueren se pueden depositar sin que otros agentes los modifiquen. Es probable también que las aves no fuesen un recurso prioritario, y por tanto fueran poco o nada aprovechadas.

	CHI	TPX	TQX
ulna	1	1	0
carpometacarpo	0	1	1
humero	3	1	0
femur	0	0	0
tibiotarso	1	0	1
tarsometatarso	1	1	2
ERICSON (%)	67	75	25

Figura 8.3. Resultados de la aplicación del índice de Ericson (1987) en tres localidades. Los valores igual o mayores a 50% representan un depósito sin afectación de agentes tafonómicos. Notación: CHI= Chimalhuacán; TPX= Tepexpan; TQX=Tequixquiac.

En el caso de Tequixquiac, si bien la presunción inicial es que la acumulación se encuentra desviada por algún agente acumulador diferente del humano, como podría ser un depredador o carroñero, tampoco se puede descartar una desviación por muestreo, puesto que era común recuperar solamente materiales visibles a simple vista, o de una selección de éstos en el mismo emplazamiento de la excavación.

El valor de éste índice se reduce a sugerir si la muestra esta íntegra en lo que respecta a elementos apendiculares, pero ciertamente no puede auxiliarnos para definir si hay un aprovechamiento o no, ya que incluso esta desviación puede no deberse únicamente a un agente tafonómico, sino ser consecuencia incluso del tipo muestreo o recuperación. Es necesario que tanto este índice como otros que se refieren a aspectos similares puedan ser probados a partir de simulaciones estocásticas para probar su fiabilidad en distintas condiciones y encontrar sus limitaciones, para que sirva de base para la construcción de otros modelos generales que nos permitan integrar más información. Sin embargo, los datos disponibles no es posible definir más propuestas sobre este tema.

8.5. Diversidad entre las localidades.

Para realizar estos cálculos se han descartado las localidades de San Juan Aragón, Peñón de los Baños y Gertrudis Sánchez, pues cada una contenía un solo taxón.

En la figura 8.4 se observa que todas las localidades están dentro de los límites de confianza que se construyen con el índice de distinción taxonómica. Es decir, todas las localidades son comparables entre sí; pero además nos indica que ninguna de ellas presenta de manera significativa una diversidad menor que la del conjunto. Por tanto, en este caso la diversidad no puede ser utilizada como un indicador de su posible aprovechamiento.

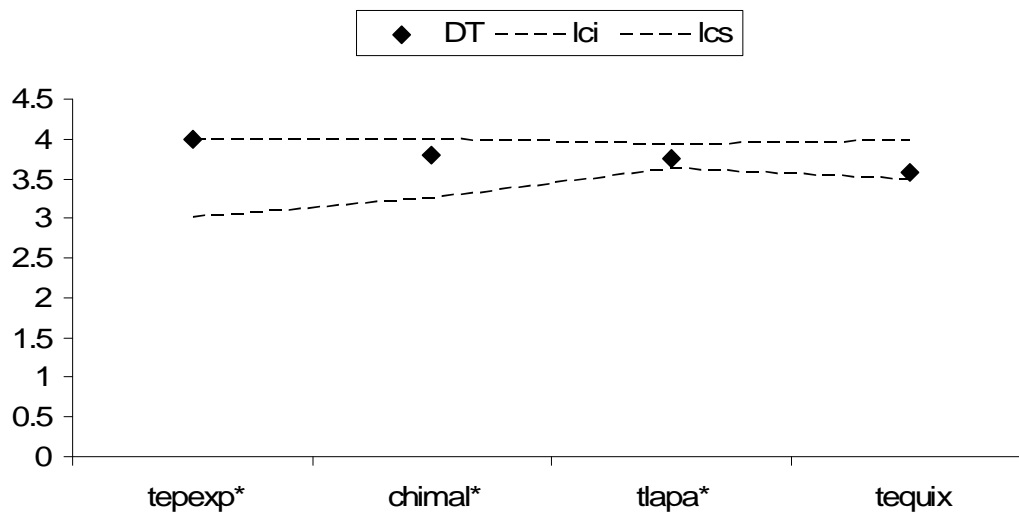


Figura 8.4. Gráfico comparativo de diversidad entre localidades de la Cuenca de México, con base en el Índice de distinción taxonómica. En líneas discontinuas los límites de confianza al 95%. Todas las localidades son comparables entre sí. Detalles en el texto.

Son de llamar la atención los casos de Tocuila y Tepexpan que se encuentran en los márgenes de esos límites de confianza. Lo que sugiere que son sitios con una baja diversidad. Ello tal vez se deba a que son sitios que representan ambientes altamente salobres, ya que en ambos se han identificado restos de flamenco con una o dos especies más. En el caso de Tocuila y Tepexpan debe descartarse que esta baja diversidad sea un artefacto producido por las técnicas de recuperación, pues se trata de excavaciones minuciosas (Santamaría y Polaco, 1984; Morett *et al.*, 1998).

Es importante destacar el valor que tiene el índice de distinción taxonómica sobre los índices tradicionales de riqueza de especies, ya que nos permite comparar la biodiversidad entre localidades con base al inventario de especies. Los posibles errores de identificación pueden verse disminuidos debido al efecto de aleatorización con que las muestras son procesadas, aunque los autores originales advierten sobre la independencia de estos errores respecto del índice.

8.6 Aves acuáticas y su probable consumo.

Como se mencionó en la premisa tres de este capítulo, si consideramos que las aves acuáticas pudieron ser el recurso más asequible, entonces se pueden considerar algunas variables como el tamaño corporal (medido por el peso y la talla), así como algunas características ambientales, tales como la profundidad del cuerpo de agua y la estacionalidad, que pudiesen indicar la facilidad de captura. Estas variables se procesaron por medio de un análisis de correspondencias, como se indica en el apartado de métodos.

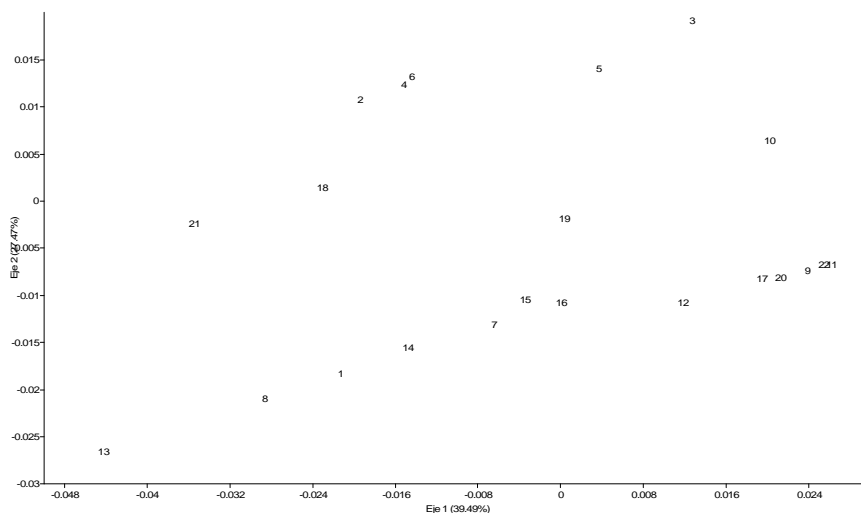


Figura 8.5. Análisis de correspondencias de las aves identificadas en la Cuenca de México. En el eje 1 se representan los estatus de migratoria (-) y residente (+); en el eje 2 el tipo de depósito: cultural (-) y natural (+). El tamaño de las aves se distribuye a lo largo del eje 1. Los números representan especies, notación en figura 8.6.

En la figura 8.5 se observa que con las variables de estacionalidad (migratorias y residentes) y el tipo de depósito (cultural y natural) se describe de manera satisfactoria la distribución de las aves en los yacimientos, ya que representan el 66.95% del total, siendo la primera de ellas la que más contribuye. En esta variable las aves más representativas son la gavia (*Gavia cf. immer*), los zambullidores (*Podiceps parvus* y *P. nigricollis*), la gallareta (*Fulica americana*) y la avoceta (*Recurvirostra americana*), mientras que respecto al tipo de depósito, las

aves que contribuyen en mayor medida son los patos (*Anas strepera*, *Anas cyanoptera*, *Anas acuta*, *Aythia americana* y *Aythia collaris*). Los detalles de la contribución de cada especie y variable a los dos ejes, se encuentran en la figura 8. 6.

	num	eje 1	eje 2
<i>Branta canadensis</i>	1	-0.021619	-0.017784
<i>Anas strepera</i>	2	-0.019738	0.011297
<i>Anas cyanoptera</i>	3	0.012382	0.019703
<i>Anas acuta</i>	4	-0.015497	0.012918
<i>Aythia americana</i>	5	0.0034203	0.014635
<i>Aythia collaris</i>	6	-0.014748	0.013682
<i>Aythia affinis</i>	7	-0.006699	-0.012519
<i>Gavia cf. immer</i>	8	-0.028914	-0.020381
<i>Podiceps podiceps</i>	9	0.023562	-0.006887
<i>Podiceps parvus</i>	10	0.019624	0.0068941
<i>Podiceps nigricollis</i>	11	0.025653	-0.006272
<i>Aechmophorus occidentalis</i>	12	0.0113	-0.010323
<i>Pelecanus erythrorhynchus</i>	13	-0.044773	-0.026013
<i>Phalacrocorax auritus</i>	14	-0.015333	-0.015007
<i>Ardea alba</i>	15	-0.004003	-0.009907
<i>Egretta thula</i>	16	-0.000527	-0.010236
<i>Nycticorax nycticorax</i>	17	0.018901	-0.007648
<i>Ciconia cf. maltha</i>	18	-0.023633	0.0019515
<i>Phoenicopterus ruber</i>	19	-0.000234	-0.001376
<i>Fulica americana</i>	20	0.0207	-0.007606
<i>Grus canadensis</i>	21	-0.036053	-0.001863
<i>Recurvirostra americana</i>	22	0.024888	-0.006206
cult		0.013491	-0.019123
W		-0.034819	-0.015017
M		-0.023964	-0.003416
L		-0.007873	-0.001444
AP		-0.001183	-0.000832
AS		0.0081967	0.002215
R		0.033315	0.0068717
nat		-0.008413	0.029074

Figura 8.6. Contribución de las especies y las variables a los ejes del análisis de correspondencias. En negritas los valores más altos. Las claves de las especies son las que se observan en la gráfica 8.3. Las claves de variables son: tipo de depósito: cult=cultural, nat=natural; dimensiones del ave: W=peso; L=Longitud; estacionalidad: M=migratorias, R=residentes; hábitat: AP=Aguas profundas; AS=Aguas superficiales.

Sin embargo, este modelo refuta la hipótesis de que hay un cierto tipo de selección debido al consumo, puesto que no hay relación entre el tamaño de las aves con el depósito de tipo cultural. Por tanto, lo que predomina son las características biológicas de las aves registradas, tales como estacionalidad y tipo de hábitat con los depósitos de carácter natural o indefinido.

Es decir, que a pesar de que algunos de los sitios tienen inequívoca presencia del hombre temprano, la presencia de las aves no está relacionada con alguna selección o preferencia.

8.7 Sinantropía y ambiente.

Para determinar si hay aves que comparten escenarios ambientales con los primeros pobladores se procesó el dendrograma de acuerdo con lo establecido en la sección de métodos (Figura 8.7). En el gráfico se observa que hay dos grandes grupos y dos localidades aisladas, la de San Juan de Aragón y la de Tequixquiac, la primera no se considera en éste análisis, pues sólo tiene un taxón registrado (figura 8.2), mientras que la segunda tiene una diversidad que permite discutirla con más detalle (Figura 8.2). Sin embargo, el agrupamiento que se forma nos indica que el contenido taxonómico de las localidades no está relacionado con la presencia humana o no en los sitios, y por tanto se refuta la idea de que en estas localidades pueda establecerse alguna relación de sinantropía.

Al observar con más detalle los contenidos taxonómicos de las localidades que se agrupan se puede observar que esto responde más a las condiciones ambientales, aspecto que se discute a continuación (Figura 8.7).

En el grupo I se encuentran las localidades de Chimalhuacán, Tepexpan, Tocuila y Gertrudis Sánchez, todas ellas asociadas claramente al paleolago de Texcoco, donde Tepexpan y Tocuila parecen tener condiciones altas de salinidad, debido a la presencia del flamenco y a la baja diversidad que registran. En Chimalhuacán también se registra el flamenco, pero la diversidad en este yacimiento es mayor,

por lo que es probable que haya sufrido cambios en su composición salina, siendo menos restrictivo para la ocupación por parte de otras especies. Las especies acuáticas que caracterizan a este grupo de yacimientos son el pato pinto (*Anas strepera*), el pato boludo (*Aythya affinis*), la avoceta (*Recurvirostra americana*), la gallareta (*Fulica americana*) y la grulla americana (*Grus canadensis*).

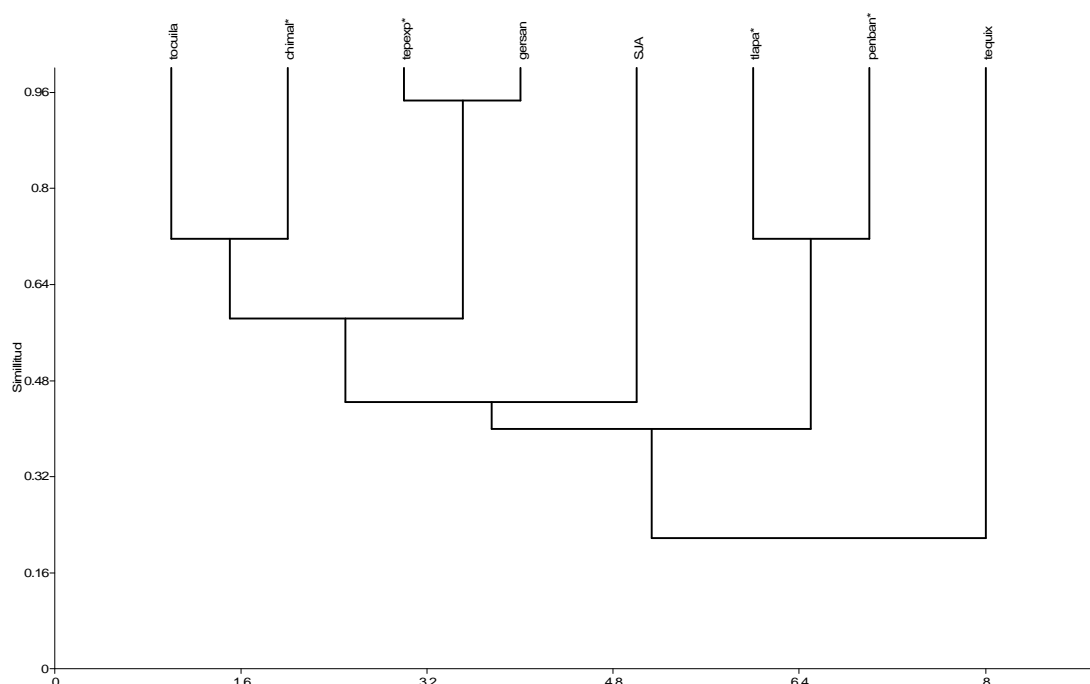


Figura 8.7. Dendrograma de similitud de las localidades de la Cuenca de México. Se elaboró con base en el índice de Raup-Crick como medida de similitud y el UPMGA como medida de agrupamiento. (*) = localidades con presencia humana. Se observa que no hay agrupamiento diferencial entre las localidades con presencia humana y las que no lo tienen.

Al establecer el hábitat de estas aves de acuerdo al tipo de humedales que ocupan, tal y como se explica en la sección de métodos, se observa que pueden encontrarse tanto en humedales superficiales como profundos (Figura 8.8). Este

aspecto puede estar relacionado con los cambios acaecidos en los niveles de los lagos a finales del Pleistoceno, como se detalla más adelante.

El grupo II lo forman las localidades de Tlapacoya y el Peñón de los Baños. Las aves acuáticas que integran a este grupo son el pelícano blanco (*Pelecanus erythrorhynchos*), el ganso (*Branta canadensis*), la gavia (*Gavia cf. immer*), el zambullidor orejudo (*Podiceps nigricollis*) y las garzas (*Ardea alba*, *Egretta thula* y *Nycticorax nycticorax*). En un tratamiento similar al del grupo I se determinó el tipo de hábitat, cuyo resultado nos indica que pueden estar representando ambientes de tipo dulceacuícola, con un ligero predominio de los cuerpos de agua superficiales (figura 8.8). Las aves terrestres que hay en este grupo son de amplia distribución, tales como halcones (*Falco* sp., *Falco mexicanus*), el cuervo (*Corvus corax*) y la lechuza (*Tyto alba*), lo que también sugiere la presencia de espacios abiertos, pero sin que se pueda hacer una caracterización más detallada.

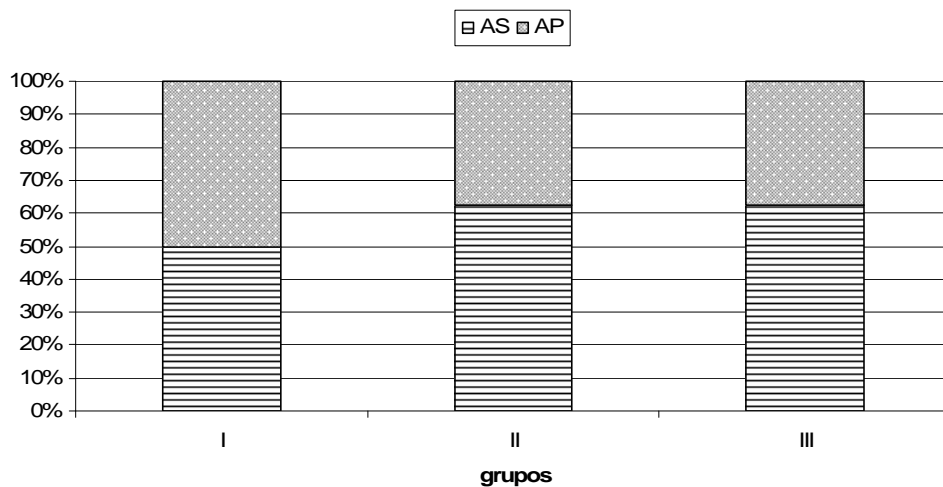


Figura 8.8. Gráfico que relaciona los grupos de localidades resultantes del dendrograma (figura 8.7) con los hábitat de las aves acuáticas identificadas. Grupos, I: Chimalhuacán, Tepexpan, Tocuila y Gertrudis Sánchez; II: Tlapacoya y Peñón de los Baños; III: Tequixquiac. AS=aguas superficiales; AP=aguas profundas. Explicación en el texto.

El grupo III, se constituye sólo con la localidad de Tequixquiac, localizada al noreste de la Cuenca y cuyo contenido taxonómico nos sugiere una comunidad muy distinta de las que se encuentran en la zona oriental, antes descritas. De

hecho, es donde mayor cantidad de aves extintas se registran. Las aves acuáticas que caracterizan a esta comunidad son los patos (*Anas acuta*, *Aythia americana* y *Aythia collaris*), que de acuerdo a su hábitat, se observa un ligero predominio de las aves de aguas profundas (Figura 8.8). Las aves terrestres que caracterizan a este grupo son el caracara (*Caracara cheriway*) y el cuitlacoche (*Toxostoma* cf. *ocellatum*).

Aun cuando no se puede hacer una correlación estrecha con otras evidencias independiente, como los análisis de diatomeas y polen, los elementos aquí expuestos sugieren la presencia de, al menos, tres paleocomunidades en la Cuenca de México a fines del Pleistoceno. Las que se distinguían en función de la profundidad y de los niveles de salinidad en los distintos cuerpos de agua que componen esta Cuenca. A favor de esta idea, se tienen los datos que nos muestran los cambios en los niveles de los lagos, y, en el caso del Lago de Chalco, su transformación de un sistema salino a uno dulceacuícola (Lozano-Gracia y Ortega Guerrero, 1998; Metcalfe *et al.*, 2000).

8.8 Extinciones y primeros pobladores.

Con respecto a la desaparición de algunos elementos como parte de la avifauna en la Cuenca de México, se puede tomar como punto de partida el planteamiento formulado por Steadman y Martin (1984), que en lo sustancial no se ha modificado. Estos autores señalan que a finales del Pleistoceno, en Norteamérica, las aves y los grandes mamíferos fueron los grupos que experimentaron más extinciones o drásticas reducciones en su distribución. Así, a partir de los datos obtenidos en depósitos posteriores al último interglacial en Norteamérica, reportan 19 géneros de aves que fueron afectadas. Atribuyen este fenómeno a que la mayoría eran carroñeras o comensales de la megafauna extinta, mientras que otros fueron afectadas por distintos procesos ambientales o incluso por depredación humana.

Taxón	chimal	tepex	tlapa	peñonb	toc	tequix	sja	gersan
<i>Podiceps parvus</i>	x		x					
<i>Gavia</i> cf. <i>G. immer</i>			e					
<i>Branta canadensis</i>			e					
<i>Phalacrocorax auritus</i>		e	e					
<i>Ciconia</i> cf. <i>C. maltha</i>						x		
<i>Phoenicopterus ruber</i>	e	e			e			
<i>Breagyps clarki</i>						x		
<i>Aquila chrysaetos</i>						e		
<i>Spizäetus grinnelli</i>						x		
<i>Grus canadensis</i>							x	
NO EXTINTOS	4	0	10	1	2	6	0	1

Fig. 8.9. Resumen de taxones con distintos grados de extinción en las localidades de la Cuenca de México. Columnas en gris, localidades con presencia humana. (x)= extinto; e=extirpado. Las pruebas de ji cuadrada no muestran diferencias significativas entre los grupos. Ver texto.

En la figura 8.9 se muestran las aves que han desaparecido de la Cuenca de México, algunas se extinguieron totalmente, mientras otras sufrieron extirpaciones, o extinciones locales, así como su asociación con el carácter natural o cultural del depósito. El único taxón extinto en las localidades con presencia humana es un zambullidor (*Podiceps parvus*), mientras que los demás hoy no están presentes en la región, tales como el ganso, la gavia, el cormorán bicrestado y el flamenco. En contraposición, es en Tequixquiac donde se registran la mayoría de las aves extintas, pero este sitio aparentemente no es un depósito humano.

Para corroborar esta presunción, con base en los datos de la figura 8.9, se hicieron dos análisis comparativos mediante la prueba de ji cuadrado. Uno que relaciona las aves extintas y extirpadas, de acuerdo al tipo de depósito. No se encuentran diferencias significativas entre esos grupos ($\chi^2 = 0.93$, $P = 0.334$; $n_1 = 8$, $n_2 = 6$, 1 g.l.). El otro intenta averiguar si hay diferencias en la proporción de taxones extintos y extirpados, por un lado, con el resto de los taxones, en base al tipo de depósito. Tampoco se encuentran diferencias significativas ($\chi^2 = 0.99$, $P = 0.31$; $n_1 = 11$, $n_2 = 22$, 1 g.l.).

Ambos análisis nos indican que no hay relación del estado de las poblaciones como extinta o extirpada con la presencia de humanos en las localidades. A ello se suma que no existen evidencias que nos permitan inferir una explotación de las poblaciones extintas como recurso alimentario o utilitario, ni interferencias sistemáticas a sus modos de vida, ni modificaciones sustanciales al medio ambiente por parte de las poblaciones humanas que transitaban o se asentaban en la Cuenca de México a fines del Pleistoceno tardío. Esto sugiere también el hecho de que estos fuesen pequeños núcleos de cazadores-recolectores, donde las aves eran un recurso ocasional o de poca importancia, como también se ha observado en otras localidades norteamericanas (Fiedel *in press*).

En este debate sobre la influencia del hombre en las extinciones del Pleistoceno en América es difícil establecer un solo agente responsable de dicho proceso (Burney y Flannery, 2005; Koch y Barnosky, 2006). Pero al menos, en el caso de la Cuenca, los resultados de análisis polínicos y de diatomeas nos indican que esta región fue un sistema muy dinámico y sugieren una transformación intensiva de las condiciones ecológicas por un efecto combinado entre los cambios ambientales que derivan de las glaciaciones, así como de los cambios de hábitat a una escala más local derivados de la intensa actividad volcánica que se observa entre los 23 y 22 ka y que se repite entre los 14 y 10 ka (Figura 8.10).

En cuanto a la contracción de áreas de distribución, se podría indicar que afectó a aquellas especies holárticas o norteadas que se expandieron hasta la Cuenca. Las áreas de estas especies se contrajeron posteriormente, como en los casos del ganso canadiense y el águila real, que actualmente se localizan en el norte del Altiplano, el cormorán bicrestado, que ahora es residente en el Golfo de California y en la mayor parte de la costa Atlántica. La gavia es común como migrante invernal en las costas norteadas del país, y es divagante en el centro de México.

Años (ka)	característica
5	primeras evidencias de la agricultura
6 a 5	se agudiza clima seco y cálido, con período intenso de sequía
14 a 10	fin período húmedo, actividad volcánica
23 a 22	intensa actividad volcánica, cambios en los niveles de los lagos
34 a 23	clima frío con humedad variable

Figura 8.10. Variación del ambiente durante la transición del Pleistoceno al Holoceno en la Cuenca de México. Elaborado con datos de Lozano-Gracia y Ortega Guerrero (1998) y Metcalfe *et al.*(2000).

En el caso del flamenco, es muy probable que el cambio drástico en su área de distribución se deba a la pérdida de su hábitat particular como consecuencia de los procesos de vulcanismo que se han señalado. De las aves que se extinguieron se desconocen los hábitat y fenologías particulares.

El conjunto de estas aves extintas se concentra en un período de cerca de tres mil años, de acuerdo con las dataciones conocidas de las localidades y considerándola contemporáneas. Al observar los datos de la localidad más diversa para el Pleistoceno de México, como es la Cueva de San Josecito, se puede ver que en un período más amplio, que va de los 11 a los 45 ka, se registran ocho taxones extintos, lo que también sugiere que el proceso de extinción fue más intenso en la Cuenca debido a las condiciones ambientales antes mencionadas.

Sin embargo, todavía es necesario profundizar en las investigaciones de esta región, de tal suerte que se pueda obtener una secuencia más detallada de los recambios en la fauna, correlacionados con los del ambiente, y así precisar el papel de los agentes responsables en dichas transformaciones.

8.9 Consideraciones.

A partir de los elementos expuestos se puede considerar que la mayoría de las aves identificadas son propias de ambientes acuáticos y de terrenos abiertos. Sin embargo, hay una casi total ausencia del grupo de las passeriformes, seguramente debido tanto a procesos tafonómicos como a las técnicas de recuperación.

Las aves identificadas en las localidades del Pleistoceno tardío de la Cuenca de México, nos muestran tanto la persistencia como el cambio de los taxones. En aproximadamente 12,000 años se produce la extirpación y extinción de 10 aves. Sin embargo la evidencia, aunque se compone de pocos restos, sugiere que las poblaciones humanas más tempranas hicieron uso de las aves de manera ocasional, de tal suerte que no hay huellas sobre los restos óseos que indiquen ese aprovechamiento. Tampoco la búsqueda de evidencias alternativas como el perfil esquelético, la diversidad, o el tamaño de las aves nos muestran algún tipo de selección de éstas para su uso. Por lo cual son elementos que debieran seguirse explorando, aunque ciertamente la evidencia física del uso de las aves es insustituible.

Por tanto, la explicación más probable indica que los taxones extirpados y extintos parecen ser producto de los intensos cambios ambientales de la Cuenca de México, determinados principalmente por fenómenos vulcanismo, en combinación con los efectos de cambios climáticos debidos a la alternancia de épocas cálidas y templadas.

El desarrollo de nuevos estudios en los sitios de la Cuenca de México seguramente nos permitirá obtener una imagen más completa para documentar los orígenes y los cambios de las aves en esta región, lo que configura un panorama prometedor para la investigación paleobiológica.

9. CONSIDERACIONES GENERALES

En este apartado se hace un compendio de las principales conclusiones de los capítulos anteriores, de acuerdo a su orden de presentación.

9.1 Aspectos históricos

En el análisis histórico se documenta que George Cuvier fue el primer naturalista que utiliza la anatomía comparada para identificar restos paleorníuticos, práctica que hace extensiva hacia los ejemplares de aves obtenidos en contextos culturales, proporcionando las bases de una metodología práctica que subsiste hasta la fecha.

La disciplina se expande a lo largo del siglo XIX, tanto con el registro de nuevos ejemplares, como los principales aportes de la osteología comparada, donde destacan los trabajos de Alfonse Milne-Edwards, Richard Owen, Thomas Huxley y, ya en los albores del siglo XX, los de Kalmán Lambrecht y Robert W. Shufeldt. Actualmente la paleornitología es un campo de investigación dinámico, donde se vienen realizando hallazgos importantes para comprender desde la evolución de este grupo hasta las relaciones que generan los grupos humanos.

Se documenta que la paleontología en México es una disciplina con más de 200 años de práctica continua, que siempre ha mantenido estrechos vínculos con las principales comunidades de naturalistas europeas y norteamericanas, así como lo hace ahora con las comunidades de paleobiólogos, geólogos y arqueozoólogos. Sin embargo la paleornitología no tiene grupos de trabajo permanentes. Las causas de ésto son múltiples, entre las que se apuntan las técnicas de excavación y recuperación de materiales, que los intereses de investigación en aves neontológicas están más orientados hacia aspectos de ecología y conservación, y que no ha existido una tradición científica sólida en anatomía comparada educidos.

9.2 Localidades

Se presenta un catálogo de 36 localidades para el Cenozoico tardío, el cual se ha ordenado en forma cronológica. En su mayor parte se ubican hacia la parte

terminal del Pleistoceno. De estas, se ha determinado que el 27% de ellas no se han estudiado adecuadamente. Así mismo, hay localidades en cinco estados del país donde se presume la existencia de materiales paleorníticos.

9.3 Tratado sistemático crítico

El registro de las aves del Cenozoico tardío de México hasta el año 2005 comprende 251 taxones, con 20 órdenes, 47 familias, 110 géneros y 118 ejemplares identificados al nivel de especie o género. De ellos, 24 especies están extinguidas o actualmente no se encuentran en la región (extirpadas). Además se registran cinco especies endémicas en México.

De este trabajo se destaca la identificación de:

- a) un ejemplar impreso en caliza de *Phoenicopterus stocki*, del Plioceno (Blancano), posiblemente el ejemplar más completo que existe.
- b) ejemplares de cigüeñas pleistocénicas extintas: *Mycteria wetmorei*, y *Ciconia* cf. *maltha*. y del pelícano blanco (*Pelecanus erythrorhynchus*). Son los primeros ejemplares que se documentan en forma adecuada.
- c) ejemplares de pato cucharón (*Anas platyrhynchos*) y cormorán neotropical (*Phalacrocorax brasilanus*) de la Laguna la Media Luna, San Luís Potosí. Se integran los resultados del autor, tanto de localidades previamente publicadas como otras no publicadas.
- d) en el plano taxonómico, se reasignan los ejemplares de un flamenco extinto (*Phoenicopterus copei*) al flamenco actual (*Ph. ruber*). En relación con otras especies extintas de cormoranes y patos, se concluye que el criterio de tamaño para nominarlos como especies nuevas no es el más adecuado, ya que se encuentran en los extremos de la variación de las especies actuales. Sin embargo, se preservan los nombres hasta que pueda ampliarse su estudio.

- e) se propone que en aquellos grupos que no pueden separarse por rasgos osteológicos o métricos, se aplique el criterio de identificarlos como complejos de especies.
- f) se documenta que el tamaño de varios taxones registrados se encuentra dentro de los límites de las especies recientes.

9.4 Reconstrucción paleoambiental

Utilizando el registro de la localidad El Cedral, San Luís Potosí, y procesándolo con técnicas multivariantes se pudo inferir la contemporaneidad de las distintas muestras obtenidas en el Pleistoceno tardío y se establece un perfil avifaunístico y una propuesta paleoambiental que es congruente con la hipótesis original de la investigación, elaborada en los años 70's y que no había sido corroborada con algún análisis faunístico.

9.5 Intercambio biogeográfico en el Cenozoico tardío

El registro de aves se analiza teniendo presente sus afinidades zoogeográficas para analizar la dinámica de intercambios a partir del establecimiento del puente panameño (3.7 Ma). Este método parece ser más eficaz que el propuesto originalmente por Vuilleumier (1985).

La dinámica de intercambios continentales se observa que es importante desde antes de la instalación de dicho puente, pero se intensifica a partir de que se une el continente americano. Se documenta que el territorio de México fue el límite de la expansión para varios taxones, de modo no pudieron seguir hacia el sur o hacia el norte. Se destaca que hay presencia de varios taxones neotropicales previa a la instalación del puente panameño, y que son más las familias que pasaron a partir del GABI de lo que se concluye a partir del modelo de Vuilleumier (1985).

Se logran detectar aquellos taxones que colonizan y expanden su rango de distribución a partir del GABI.

Se establece que los taxones de origen neotropical son los que más han contribuido a la composición de la avifauna actual de México, mientras que los de origen neártico disminuyen.

Una de las ideas relacionada con el GABI y ampliamente asumida consiste en que la mayoría de los taxones extintos fueron los de origen neotropical. Sin embargo, aquí se documenta una situación inversa en lo que respecta a las aves. Las aves de afinidades neárticas son las que sufren mayor cantidad de pérdidas, con extinciones totales, mientras que las neotropicales y las de amplia distribución sufren extirpaciones. Lo que supondría que las condiciones ambientales fueron más favorables a estas últimas.

Finalmente, la aplicación de la técnica del censo mínimo al registro contrastado que se elaboró permite hacer un pronóstico de 13 taxones que deben aparecer en el registro fósil.

9.6 Posible relación de las aves con los primeros pobladores de México

El registro de la Cuenca de México se utiliza para explorar las posibles relaciones que mantuvieron los grupos humanos. A falta de evidencia física, se buscaron posibles indicadores de esa actividad mediante la valoración tafonómica, la diversidad taxonómica, y utilizando procedimientos multivariantes. En ninguno de los casos se encontró la posibilidad de algún patrón de aprovechamiento de las aves por parte de los humanos. Incluso con los datos disponibles y las pruebas realizadas se refuta la hipótesis de Steadman y Martin (1984) de que varias aves fuesen extinguidas por un aprovechamiento intensivo del hombre. Al menos en la Cuenca de México, no fue así, Es más probable que los factores ambientales hayan influido en esos procesos.

10. BIBLIOGRAFÍA

- Alroy, J. 1994. Appearance-event ordination: a new biochronological method. *Paleobiology*, 20(2): 191-207.
- Alvarez, R. 1977. A pleistocene avifauna from Jalisco, Mexico. *Contributions of the Museum of Paleontology, University of Michigan*, 24: 205 – 220.
- Álvarez, T. 1967. El Laboratorio de Paleozoología. *Boletín del Instituto Nacional de Antropología e Historia*, 28: 43-47.
- Álvarez, T. 1982. Restos de mamíferos recientes y pleistocénicos procedentes de la gruta de Loltún, Yucatán. Departamento de Prehistoria, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, *Cuaderno de Trabajo*, 26: 7–35
- Álvarez, T. & A. Ocaña. 1999. *Sinopsis de restos arqueozoológicos de vertebrados terrestres*. Colección Científica, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México.
- Álvarez, T. & O. J. Polaco: 1981. Anexo 1: Fauna obtenida en las excavaciones realizadas en el sitio Rancho La Amapola, El Cedral, S. L. P., pp: 123-125. In: A. Bryan (Comp.). *Memorias del X Congreso de la Unión Internacional de Ciencias Prehistóricas y Protohistóricas. Comisión XII: El poblamiento de América*, International Union of Prehistoric and Protohistoric Sciences, México.
- Álvarez, T. & O. J. Polaco. 1982: Restos pleistocénicos de dos especies de *Microtus* (Rodentia; Muridae) del norte de San Luis Potosí, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México*, 26: 47-53.
- Amadon, D. 1963. Comparison of fossil and recent species: Some difficulties. *Condor* 65(5): 407-409.
- Amadon, D. & L. L. Short. 1992. Taxonomy of lower categories. Suggested guidelines. *Bulletin of British Ornithology Club Centenary Supplement*, 112A:11-38.
- American Ornithologists' Union 1998. *Check-list of North American Birds*, 7th ed. American Ornithologists' Union, Washington, D.C.

- American Ornithologists' Union 2000. Forty-second supplement to the American Ornithologists' Union Check-list of North American Birds. *The Auk* 117:847-858.
- Andrews, P. 1990. *Owls, caves and fossils*. University of Chicago Press. Illinois.
- Applegate, S. P., L. Espinosa-Arrubarena & P. López-Neri. 1984. Las calizas litográficas de la cantera Tlayua en Tepexi de Rodríguez, Puebla. VII Convención Nacional, *Libreto-guía de la excursión, Sociedad Geológica Mexicana, México* 1: 1-83.
- Aranda Manteca, F. J. 1990. Aspectos paleoceanográficos y paleoecológicos, de los fósiles del Mioceno, la Mesa La Misión, Baja California, México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología* 3(1): 97-116.
- Arroyo-Cabrales, J. & E. Johnson. 1995. Reappraisal of fossil vertebrates from San Josecito Cave, N.L. México, pp: 217-231. *In*: E. Johnson (Ed.). *Ancient peoples and Landscapes*. Texas Tech University, Lubbock.
- Arroyo-Cabrales, J. & E. Johnson. 2002. Catálogo de los ejemplares tipo procedentes de la Cueva de San Josecito, Nuevo León, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 20 (1): 79-93.
- Arroyo-Cabrales, J. & O. J. Polaco. 1992. The Paleozoology Laboratory (México) and its role in Quaternary studies. *Current Research in the Pleistocene*, 9: 73-75.
- Arroyo-Cabrales, J., E. Johnson & L. Morett. 2001. Mammoth bone technology at Tocuila in the Basin of Mexico, pp: 419-423. *In*: G. Cavarreta, P. Giota, M. Mussi & M. R. Palombo (Eds.) *The World of Elephants, Proceedings of the 1st International Congress* (October 16-20 2001), Consiglio Nazionale delle Recerche, Rome.
- Arroyo-Cabrales, J., Polaco, O.J. & Johnson, E. 2002 - La mastofauna del Cuaternario tardío de México, pp: 103-124. *In*: M. Montellano-Ballesteros & J. Arroyo-Cabrales (Eds.). *Avances de en los estudios paleomastozoológicos en México*. Colección Científica, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México.

- Awise, J. C. & D. Walker. 1998. Pleistocene phylogeographic effects on avian populations and the speciation process. *Proceedings of the Royal Society, London, B series*, 265: 457–463.
- Banks, R. C., C. Cicero, J. L. Dunn, A. W. Kratter, P. C. Rasmussen, J. V. Remsen, Jr., J. D. Rising & D. F. Stotz. 2003. Forty-fourth supplement to the American Ornithologists' Union Check-list of North American Birds. *The Auk* 120: 923 - 931.
- Banks, R. C., C. Cicero, J. L. Dunn, A. W. Kratter, P. C. Rasmussen, J. V. Remsen, Jr., J. D. Rising & D. F. Stotz. 2004. Forty-fifth supplement to the American Ornithologists' Union Check-list of North American Birds. *The Auk*, 121: 985 - 995.
- Barker, F. K. 2007. Avifaunal interchange across the Panamanian isthmus: insights from *Campylorhynchus* wrens. *Biological Journal of the Linnean Society*, 90: 687–702.
- Barker, F. K., A. Cibois, P. A. Schikler, J. Feinstein & J. Cracraft. 2004. Phylogeny and diversification of the largest avian radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(30): 11040-11045
- Barnes, L. G. 1992 Latest Miocene marine vertebrates from the Almejas Formation, Isla de Cedros, Baja California, Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12 (3rd. Supplement, Abstracts):18A.
- Barnosky, A. D., E. A. Hadly, B. A. Maurer & M. I. Christie. 2001. Temperate terrestrial vertebrate faunas in North and South America: Interplay of ecology, evolution, and geography with biodiversity. *Conservation Biology*, 15: 658-674.
- Barrios R. H. 1985. *Estudio analítico del registro paleovertebradológico de México*. Tesis profesional Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Baumel, J. J. & Witmer, L.M. 1993. Osteology, pp: 45-132. In: J.J. Baumel, A.S. King, J.E. Breazile, H.E. Evans & J.C. Vanden Berge (eds.). *Handbook of Avian Anatomy*. Publications of the Nuttall Ornithological Club, 23.

- Becker, J. J. 1987. *Neogene avian localities of North America*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Bell, Ch. J., Lundelius Jr., E. L., Barnosky, A. D., Graham, R. W., Lindsay, E. H., Ruez Jr., D. R., Semken Jr., H. A., Webb, H. A. & Zakrewski, R. J. 2004. The Blancan, Irvingtonian, and Rancholabrean Mammal Ages, pp: 232–314. *In*: M. O. Woodburne (Ed.). *Late Cretaceous and Cenozoic Mammals of North America*. Columbia University Press. New York.
- Belon, P. 1555. *L'histoire de la nature des oyseaux avec leurs descriptions et naïf portraits retirez du naturel*. Coorozet, Paris.
- Benton, M. J. 1998. The quality of the fossil record of vertebrates, pp: 269-303. *In*: Donovan, S. K. & Paul, C. R. C. (Eds.). *The adequacy of the fossil record*. Wiley, New York.
- Berggren, W. A., D. V. Kent, C. C. Swisher III, & M.-P. Aubry. 1995. A revised Cenozoic geochronology and chronostratigraphy, pp: 129–212. *In*: W. A. Berggren, D. V. Kent, & M.-P. Aubry (Eds.). *Geochronology, time scales and global stratigraphic correlation*, SEPM (Society for Sedimentary Geology) Special Publication 54.
- Bernis, F. 2001. *Rutas de la zooarqueología*. Editorial Complutense, Madrid.
- Bickart, K. J. 1990. The birds of the late Miocene-early Pliocene Big Sandy Formation, Mohave County, Arizona. *Ornithological Monographs*, 44: 1- 72.
- Blackburn, T.M., Cassey, P., Duncan, R.P., Evans, K.L. & Gaston, K.J. 2004. Avian extinction risk and mammalian introductions on oceanic islands. *Science*, 305: 1955-1958.
- Bochenski, Z. 1997. List of European fossil bird species. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 40(2): 293 - 333.

- Bochenski, Z. M. 2005. Owls, diurnal raptors and humans: Signatures on avian bones, pp: 31–45. *In*: T. O'Connor (Ed.). *Biosphere to lithosphere: New studies in vertebrate taphonomy*, Oxbow Books, Oxford.
- Bochenski, Z. M., Z. Bochenski & J. R. Stewart (Eds.). 2001. Proceedings of the 4th Meeting of the ICAZ Bird Working Group, Krakow, Poland, 2001. *Acta Zoologica Cracoviensia*, 45 (special issue): 1-429.
- Bock, W. J. 1962. The pneumatic fossa of the humerus in the Passeres. *The Auk*, 79: 425-443.
- Boev, Z. N. 1993. Archaeo-ornithology and the synatropisation of birds: a case study from Bulgaria. *Archaeofauna*, 2: 145-153.
- Boev, Z. N. 2002. Neogene avifauna of Bulgaria, pp: 29-40. *In*: Zhou, Z. & F. Zhang (Eds.). *Proceedings of the 5th Symposium of the Society of Avian Paleontology and Evolution*. Science Press, Pekin, China.
- Bostwick, K. S. & M. J. Brady. 2002. Phylogenetic analysis of wing feather taxis in birds: Macroevolutionary patterns of genetic drift? *The Auk*, 119(4): 943–954.
- Bovy, K. M. 2002: Differential avian skeletal part distribution: Explaining the abundance of wings. *Journal of Archaeological Science*, 29: 965-978.
- Bowler, P. 1996. *Life's splendid drama. Evolutionary biology and the reconstruction of life's ancestry, 1860-1940*. University of Chicago Press, Chicago.
- Bowler, P. 1998. *Historia Fontana de las Ciencias Ambientales*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Brodkorb, P. 1962. Two doves in the Pleistocene of Veracruz, México. *The Condor*, 65(4): 334.
- Brodkorb, P. 1963. Catalogue of fossil birds. Part 1 (Archaeopterigiformes through Ardeiformes). *Bulletin of Florida State Museum*, 7(4): 179-293.
- Brodkorb, P. 1964. Catalogue of fossil birds. Part 2 (Anseriformes through Galliformes). *Bulletin of Florida State Museum*, 8(3): 195-335.

- Brodkorb, P. 1967. Catalogue of fossil birds. Part 3 (Ralliformes, Ichthyornithiformes, Charadriiformes). *Bulletin of Florida State Museum*, 11(3): 99-220.
- Brodkorb, P. 1971. Catalog of fossil birds: Part 4 (Columbiformes through Piciformes). *Bulletin of the Florida State Museum*, 15: 163-266.
- Brodkorb, P. 1978. Catalogue of fossil birds. Part 5 (Passeriformes). *Bulletin of Florida State Museum*, 23(3): 139-228.
- Brodkorb, P. & A. R. Phillips. 1973. Pleistocene birds from the valley of Mexico. *The Auk*, (90)2: 438-440.
- Brodkorb, P. & A. R. Phillips. 1986. Restos de aves, pp: 205-206. In: J. L. Lorenzo & L. Mirambell (Eds.). *Tlapacoya: 35,000 años de historia del Lago de Chalco*. Colección Científica, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México.
- Broughton, J. M. 2004. Prehistoric human impacts on California birds: Evidence from the Emeryville shellmound avifauna. *Ornithological Monographs*, 56: 1- 90.
- Buffetaut, E. 1985. The strangest interpretation of Archaeopteryx, pp: 369-370. In: M. K. O Hecht, J. H. Ostrom, G. Viohl, & P. Wellnhofer (Eds.). *The Beginnings of Birds: Proceedings of the International Archaeopteryx Conference*. Freunde des Jura-Museums Eichstätt, Eichstätt.
- Buffetaut, E. 1992. *Fósiles y hombres*. Plaza & Janés Editores. Barcelona.
- Buffetaut, E. 2002, *Cuvier: le découvreur de mondes disparus*. (Col. Les Génies de la Science), Pour la Science, París.
- Burney, D. A. & T. F. Flannery. 2005. Fifty millennia of catastrophic extinctions after human contact. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(7): 395-401.
- Cabral-Perdomo, M. A. 1996. A flamingo's taphoglyph from the Pie de Vaca Formation (late Cenozoic), near Tepexi de Rodríguez, central Mexico: an unusual paleontological phenomenon. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 16 (3rd supplement, abstracts): 25A.

- Campbell, K. E. Jr. 1979. The non-Passerine Pleistocene avifauna of the Talara tar seeps, northwestern Peru. *Life Science Contributions Royal Ontario Museum*, 118: 1-203.
- Campbell, K. E. Jr. 1980. A review of the Rancholabrean avifauna of the Itchucknee River, Florida. *Natural History Museum, Los Angeles County Museum, Contribution on Science*, 330: 119-129.
- Campbell, K. E. Jr. (Ed.) 1992. Papers in Avian Paleontology. Honoring Pierce Brodkorb. *Science Series, Natural History Museum. Los Angeles County*, 36:1-491.
- Campbell, K. E. Jr., E. Scott, & K. B. Springer. 1999. A new genus for the incredible Teratorn (Aves: Teratornithidae). *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 89: 169-176
- Carpenter, M. C. & J. I. Mead. 2003. Late Pleistocene roadrunner (*Geococcyx*) from Kartchner Caverns State Park, Southeastern Arizona. *Southwestern Naturalist*, 48(3): 402-410.
- Castillo-Cerón, J. M., M. A. Cabral-Perdomo y O. Carranza-Castañeda. 1997. *Vertebrados fósiles del Estado de Hidalgo*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo-Secretaría de Educación Pública-FOMES. México.
- Chamber, P. 2002. *Bones of contention. The Archaeopteryx Scandals*. John Murray, London.
- Chandler, R. M. 1990. Fossil birds of the San Diego Formation. Late Pliocene, Blancan, San Diego County, California. *Ornithological Monographs*, 44: 73-161.
- Chiappe, L. M. 1995. The first 85 million years of avian evolution. *Nature*, 378: 349-355.
- Chiappe, L. M. & G. J. Dyke. 2002. The Cretaceous radiation of birds. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 33: 91-124.

- Clarke K. R. & R. M. Warwick. 1998. A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of Applied Ecology*, 35: 523-531.
- Clarke, J. A., C. P. Tambussi, J. I. Noriega, G. M. Erickson, & R. A. Ketcham. 2005. Definitive fossil evidence for the extant avian radiation in the Cretaceous. *Nature*, 433: 305-308.
- Clements, T. 1963. Pleistocene history of Lake Chapala, Jalisco, México, pp: 35-49. *In: Essays in Marine Geology in honor of K. O. Emery*. University South California, Los Angeles.
- Cohen ,C. & J. J. Hublin. 1989. *Les origines romantiques de la Préhistoire*. Belin, Paris.
- Cohen, A. & D. Serjeanston. 1986. *A manual for the identification of bird bones form archaeological sites*. Jubilee Printers, London.
- Coleman, W. 1964. *Georges Cuvier: Zoologist*. Harvard University Press. Cambridge.
- Cooper, A., & D. Penny. 1997. Mass survival of birds across the Cretaceous-Tertiary boundary: Molecular evidence. *Science*, 275: 1109-1113.
- Cope, E. D. 1896. List of vertebrates obtained by Mr. H. C. Mercer in the caves of Yucatan, pp: 168-171. *In: H. C. Mercer. The Hill-caves of Yucatan. A search of evidence of man's antiquity in the caverns of Central America*. Reprinted 1975. University of Oklahoma Press, Okalhoma.
- Corona-M. E. 1995. Segundo registro fósil de *Buteo jamaicensis* (Gmelin) para el Pleistoceno de México, In: Resúmenes del 5to. Congreso Nacional de Paleontología, 1: 4-5.
- Corona-M. E. 2002a. *Las aves en la historia natural novohispana*. Colección Científica, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México.
- Corona-M. E. 2002b. El pensamiento evolucionista y la paleontología de vertebrados en México (1790-1915), pp: 353-366. *In: M. A. Puig-Samper, R. Ruiz*

& A. Galera (Eds.). *Evolucionismo y Cultura. Darwinismo en Europa e Iberoamérica*. Junta de Extremadura, Universidad Nacional Autónoma de México y Ediciones Doce Calles. Madrid y México.

Corona-M. E. 2002c. Pleistocene bird record in México. *Acta zoológica cracoviensia*, 45 (special issue): 293-306.

Corona-M. E. 2003a. *Las aves del Cuaternario tardío de El Cedral, San Luis Potosí, México. Una interpretación paleoambiental*. Trabajo de investigación para el Diploma de Estudios Avanzados, Inédito. Universidad Autónoma de Madrid.

Corona-M. E. 2003b. Aves del Cuaternario tardío en Tocuila, Estado de México y sus implicaciones ambientales. *Archaeofauna*, 12: 21-27

Corona-M. E. & J. Arroyo-Cabrales. 1997. New record for the flamingo (*Phoenicopterus* cf. *P. ruber* Linnaeus) from Pleistocene-Holocene transition sediments in México. *Current Research in Pleistocene*, 14:137-138.

Corona-M. E. & O. J. Polaco. 1999. A new Mexican locality for Pleistocene birds. *Current Research in Pleistocene*, 16: 115-116.

Corona-M. E. & O. J. Polaco. 2000. Two new records for Pleistocene birds in Central México. *Current Research in the Pleistocene*, 17: 118-119.

Coues, E. 1866. The osteology of the *Colymbus torquatus*, with notes on its myology. *Memoirs of the Boston Society of Natural History*, 1866: 131-172.

Coues, E. 1872. *Key to North American birds containing a concise account of every species of living and fossil birds*. Dodd and Mead, New York.

Cowardin, L. M., V. Carter, F. C. Golet, & E. T. LaRoe. 1979: *Classification of wetlands and deepwater habitats of the United States*. U. S. Department of the Interior, Fish and Wildlife Service, Washington, D.C.

Cracraft, J. 1968. First record of the turkey *Meleagris gallopavo* from the Pleistocene of México. *The Condor*, 70(3): 274.

Cracraft, J., & P. V. Rich. 1972. The systematics and evolution of the Cathartidae in the Old World Tertiary. *The Condor*, 74: 272-283.

Cracraft J, F. K. Barker, M. Braun, J. Harshman, G. J. Dyke, J. Feinstein, S. Stanley, A. Cibois, P. Schikler, P. Beresford, J. García-Moreno, M. D. Sorenson, T. Yuri, & D. P. Mindell. 2004. Phylogenetic relationships among modern birds: (Neornithes): towards an avian tree of life, pp: 468–489. *In*: J. Cracraft & M. J. Donoghue (Eds.). *Assembling the tree of life*. Oxford University Press, New York.

Craw, R. C., J. R. Grehan & M. J. Heads. 1999. *Panbiogeography, tracking the history of life*. Oxford University Press. Oxford, New York.

Cuvier, G. 1800. Memoire sur l'ibis des anciens Égyptiens, pp: 151-172. *In*: P. Pellegrin (Ed.). *Cuvier. Recherches sur les ossements fossiles de quadrupèdes. Discours préliminaire*. Reimpresión, 1992. Flammarion, Paris.

Cuvier, G. 1812. Xle Mémoire: Sur les ossemens d'oiseaux qui si trouvent dans les carrières de pierres á plâtre des environs de Paris, p: 1-22. *In*: G. Cuvier, *Recherches sur les ossemens fossiles. Tome III*. Reimpresión 1969. Culture et Civilisation, Bruxelles.

Cuvier, G. 1841, *Histoire des Sciences Naturelles. Tome II*. Fortin et Masson, Paris.

Da Vinci, L. 1505. *The Codex on the flight of birds*, Royal Library at Turin. Reimpresión 1982. Johnson Reprint Corporation, New York.

Dahn, R. D. & J. F. Fallon. 2000. Interdigital regulation of digit identity and homeotic transformation by modulated BMP signaling. *Science*, 289: 438–441.

Dalquest, W. & E. Roth. 1970. Late Pleistocene mammals from a cave in Tamaulipas, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 15: 217–230.

Damuth, J. D. 1992: Taxon-free characterization of animal communities, pp: 183-203. *In*: A. K. Behrensmeyer, J. D. Damuth, W. A. Di Michelle, R. Potts, H. D. Sues & S. L. Wing.(Eds.). *Terrestrial ecosystems through time: evolutionary*

paleoecology of terrestrial plants and animals, University of Chicago Press, Chicago.

Darlington, P. J. 1957. *Zoogeography: The geographical distribution of animals*. John Wiley and Sons. New York.

Darwin, C. 1859. *El origen de las especies*. Editorial Porrúa. 6a. edición. México.

Davis P. G. & D. E. G. Briggs. 1998: The impact of decay and disarticulation on the preservation of fossil birds. *Palaios*, 5(13): 3-13.

De Anda, J., S. E. Quiñones-Cisneros, R. H. French & M. Guzman. 1998. Hydrologic balance of Lake Chapala (Mexico). *Journal of the American Water Resources Association*, 34: 1319–1331.

De Terra, H., J. Romero, T. D. Stewart. 1949. *Tepexpan Man*. Viking Fund Publications in Anthropology, New York.

Degenhardt, C. 1840. Footprints for birds from Oiva, province of Sonora (Socorro?) Mexico, *Neues Jahrbuch fur Mineralogie, Geologie und Palöntologie*, 1840: 485.

Delaporte, F. 1982. *Nature's second kingdom*. MIT Press. Cambridge.

Dirrigl Jr. F. J. 2001. Bone mineral density of wild turkey (*Meleagris gallopavo*) skeletal elements and its differential survivorship. *Journal of Archaeological Science*, 28: 817-832.

Downs, T. 1958. Fossil vertebrates from Lago de Chapala, Jalisco, México. *Papers of the 20th. International Geology Congress, Mexico City*, 1: 75-77.

Drovetski, S. V. 2003. Plio-Pleistocene climatic oscillations, Holarctic biogeography and speciation in an avian subfamily. *Journal of Biogeography*, 30 (8): 1173–1181.

Duncan, R.P., T. M. Blackburn, & T. H. Worthy. 2002. Prehistoric bird extinctions and human hunting. *Proceedings of the Royal Society, London, B series*, 269: 517 - 521.

- Dyke, G. J. & M. van Tuinen. 2004. The evolutionary radiation of modern birds (Neornithes): reconciling molecules, morphology and the fossil record. *Zoological Journal of the Linnaean Society*, 141: 153-177.
- Dyke, G. J., R. L. Nudds, & M. J. Benton. 2007. Birds across the K-P boundary. *The Auk*, 124(4): 334-341.
- Elphick, C., J. B. Dunning Jr. & D. A. Sibley. 2001. *The Sibley guide to bird life and behaviour*. National Audobon Society. Alfred A. Knopf. New York.
- Elphick, J. (Ed.). 2007. *Atlas of bird migration*. Firefly Books. New York.
- Emslie, S. D. 1988. The fossil history and phylogenetic relationships of condors (Ciconiiformes: Vulturidae) in the New World. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 8: 212–228.
- Emslie, S. D. 1998. Avian community, climate, and sea-level changes in the Plio-Pleistocene of the Florida Peninsula. *Ornithological Monographs*, 50: 1-113.
- Emslie, S. D. 2007. Fossil passerines from the early Pliocene of Kansas and the evolution of songbirds In North America. *The Auk*, 124(1): 85–95.
- Emslie, S. D., & N. J. Czaplewski. 1999. Two new fossil eagles from the late Pliocene (late Blancan) of Florida and Arizona and their biogeographic implications. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*. 89: 185-198.
- Ericson, P. G. P. 1996. The skeletal evidence for a sister-group relationship of anseriform and galliform birds-a critical evaluation. *Journal of Avian Biology*, 27:195-202.
- Ericson, P. G. P. 1987. Interpretations of archaeological bird remains: a taphonomic approach. *Journal of Archaeological Science*, 14: 65-75.
- Escalante, T., G. Rodriguez & J. J. Morrone. 2005. Las provincias biogeográficas del Componente Mexicano de Montaña desde la perspectiva de los mamíferos continentales. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 76: 199-205.

- Escalante-Pliego, P., A. G. Navarro-Sigüenza & A. T. Peterson. 1998. Un análisis geográfico, ecológico e histórico de la diversidad de aves terrestres de México, pp: 279-304. *In*: T. P. Ramammoorthy, R. Bye, A. Lot & J. Fa (Eds.). *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM, México.
- Etter, W. 1999: Community analysis, pp: 285-360. In D.T. Harper (Ed.). *Numerical Paleobiology*, John Wiley & Sons. Chichester & New York.
- Eyton, T. C. 1867. *Osteologia avium or a sketch of the osteology of birds*. Williams & Norgate, Londres.
- Ezcurra, E. 1990. *De las chinampas a la megalópolis. El medio ambiente en la Cuenca de México*. Serie la Ciencia desde Mexico .Secretaria de Educación Publica, Fondo de Cultura Económica y Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México.
- Farber, P. L. 1982. *The emergence of ornithology as a scientific discipline: 1760-1850*. Studies in the history of modern science, Vol.12. Reidel Publishing Co. Dordrecht, Boston & London.
- Feduccia, A. 1999. *The origin and evolution of birds*. 2nd edition, Yale University Press, New Haven.
- Feduccia, A. 2002. Birds are dinosaurs: Simple answer to a complex problem, *The Auk*, 119 (4): 1187-1201.
- Feduccia, A. 2003. Big Bang for Tertiary birds? *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 172-176.
- Ferrari, L. 2000. Avances en el conocimiento de la Faja Volcánica Transmexicana durante la última década. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 53: 84-92.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 2003. Mexico's Middle Miocene Mammalian Assemblages: An Overview. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 279 (1): 321–347.

- Fiedel, S.J. *in press*. Quacks in the Ice: Waterfowl, Paleoindians, and the Discovery of America. In: R. B. Walker & B. N. Driskell (Eds.). *Foragers of the Terminal Pleistocene*. University of Alabama Press, Tuscaloosa.
- Fiedel, S. & G. Haynes. 2004. A premature burial: Comments on Grayson and Meltzer's "Requiem for Overkill." *Journal of Archaeological Science*, 31: 121–131.
- Fisher, H. I. 1944. The skulls of Cathartid vultures. *The Condor*, 46 (6): 272–296.
- Fisher, H. I. 1953. The birds, pp: 81-90. In: R. T. Hatt, H. I. Fisher, D. A. Langerbartel y G. W. Brainerd. *Faunal and archaeological research in Yucatan caves*. Cranbrook Institute of Sciences, Bulletin, 33.
- Fountaine, T. M. R., M. J. Benton, G. J. Dyke, & R. L. Nudds. 2005. The quality of the fossil record of Mesozoic birds. *Proceedings of the Royal Society, London, B Series*, 272: 289-294.
- Fowler, J. & L. Cohen, 1999. *Estadística básica en ornitología*. Sociedad Española de Ornitología y BirdLife. Madrid.
- Friedmann, H., L. Griscom, & R. T. Moore. 1950. Distributional check-list of the birds of Mexico: Part 1. *Pacific Coast Avifauna. Cooper Ornithological Club*, 29: 1-202.
- Gál, E. 2002. *Avifauna Pleistocenía României*. Tesis doctoral inédita, Universidad de Bucarest, Rumania.
- Galis, F, M. Kundrát & B. Sinervo. 2003. An old controversy solved: bird embryos have five fingers. *Trends in Ecology and Evolution*, 18: 7–9.
- García Cook, A. 1968. Chimalhuacán: un artefacto asociado a megafauna. INAH, *Publicaciones del Departamento de Prehistoria*, 21: 1- 28.
- García Gual, C. 1992. Introducción, pp.7-36. In: *Aristóteles. Investigación sobre los animales*. (Biblioteca Clásica Gredos). Editorial Gredos. Madrid.
- Gauthier, J. A. & L. F. Gall (Eds.). 2001. *New perspectives on the origin and early evolution of birds*. Yale University Press, New Haven.

- Gegenbaur, C. 1863. Vergleichend-anatomische Bemerkungen über das Fusskelet der Vögel. *Archive fur Anatomischer Entwicklung*, 1863: 450-472.
- Gegenbaur, C. 1864. Ein Fall von erblichem Mangel der Pars acromialis Claviculae mit Bemerkungen über die Entwicklung der Clavicula. *Jena Zeitschrift Naturwissenschaft*, I: 1-16.
- Gibbard, P. L., S. Boreham, K.M. Cohen & A. Moscariello. 2007. *Global chronostratigraphical correlation table for the last 2.7 million years v. 2007b*. Cambridge University. <http://www-qpg.geog.cam.ac.uk/> (último acceso: Diciembre 2007).
- Gilbert, B.M., L.D. Martin & H.G. Savage. 1985: *Avian Osteology*. Modern printing Co., Lawrence.
- Gill F. B. 1990. *Ornithology*. W.H. Freeman and Company. New York.
- Gonzalez S, J. C. Jimenez-Lopez, R. Hedges, D. Huddart, J. C. Ohman, A. Turner, & J. A. Pompa y Padilla. 2003. Earliest human in the Americas: new evidence. *Journal of Human Evolution*, 44: 379-387.
- Gould, S. J. 2004. *La estructura de la teoría de la evolución*. Tusquets Editores, Barcelona.
- Graham, A. 1998. Factores históricos de la diversidad biológica de México, pp: 109-127. *In*: T. P. Ramammoorthy, R. Bye, A. Lot & J. Fa (Eds.). *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM, México.
- Grayson; D. K. 1977. Pleistocene avifaunas and the overkill hypothesis. *Science*, 195: 691-693.
- Grayson; D. K. 1984. *Quantitative Zooarchaeology*. Academic Press, New York.
- Grayson; D. K. 1989. The chronology of North American late Pleistocene extinctions. *Journal of Archeological Science*, 16: 153-165.
- Grayson; D. K. 1991. Late Pleistocene extinctions in North America: taxonomy, chronology and explanations. *Journal of World Prehistory*, 5: 193-232,

- Grayson, D. K. & D. J. Meltzer. 2003. A requiem for North American overkill. *Journal of Archaeological Science*, 30: 585–593.
- Griscom, L. 1950. Distribution and origin of the birds of Mexico. Harvard, *Bulletin: Museum of Comparative Zoology*, 103: 341-382.
- Gruber, A. 1990. *Vergleichend morphologische Untersuchungen an Einzelknochen in Ägypten vorkommender Ciconiidae*. (Tesis doctoral). Institut für Paläoanatomie, Domestikationsforschung und Geschichte der Tiermedizin der Universität München. München.
- Grupe, G. & J. Peters (Eds.). 2005. Feathers, grit and symbolism. Birds and humans in the ancient Old and New Worlds. *Documenta Archaeobiologiae* 3. 1-396.
- Haffer, J. 2007. The development of ornithology in central Europe. *Journal of Ornithology*, 148 (1): 125-153.
- Halffter, G. 1965. Algunas ideas acerca de la zoogeografía de América. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 26: 1-16.
- Hammer, Ø. 2002: *Palaeontological community and diversity analyses-brief notes*. Paläontologisches Institut und Museum. Zürich. Mecanoescrito.
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper & P. D. Ryan, 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm (último acceso: Diciembre, 2007).
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper & P. D. Ryan. 2007. *Paleontological Statistics Ver. 1.73. Software Manual* (<http://folk.uio.no/ohammer/past/>) (último acceso: Agosto, 2007).
- Hamon, J. H. 1964. Osteology and paleontology of the passerine birds of the Reddick, Florida, Pleistocene. *Florida Geological Survey Bulletin*, 44:1-210.

- Harland, W. B., R. L. Armstrong, A. V. Cox, L. E. Craig, A. G. Smith & D. G. Smith. 1990. *A Geologic Time Scale 1989*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Harper, D. A. T. & A. W. Owen. 1999. Quantitative and morphometric methods in Taxonomy, pp: 1-39. *In*: D.T. Harper (Ed.). *Numerical Palaeobiology*. John Wiley & Sons. Chichester & New York.
- Harris, A. H. & C. R. Crews. 1983. Conkling's Roadrunner: A subspecies of the California Roadrunner? *The Southwestern Naturalist*, 28(4): 407-412.
- Hatt R. T., H. I. Fisher, D. A. Langerbartel & G. W. Brainerd. 1953. Faunal and archaeological research in Yucatan caves. *Cranbook Institute of Sciences Bulletin*, 33: 1- 130.
- Hernández - Junquera, A. 1977. *Fauna local Laguna de la Media Luna, Pleistoceno tardío, Municipio de Río Verde, San Luis Potosí, México*. Tesis Profesional Biólogo. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Hernández Carrasquilla, F. 1995: *El papel de las aves en la reconstrucción paleoecológica. Su aplicación al Cuaternario del sur de la Península Ibérica*. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid.
- Holman, J. A. 1961. Osteology of living and fossil New World quails (Aves:Galliformes). *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences*, 5: 1-24.
- Holman, J. A. 1970. A small Pleistocene herpetofauna from Tamaulipas. *Quarterly Journal of Florida Academy of Sciences*, 32(2): 153-158.
- Howard, H. 1929: Illustrations from "The Avifauna of Emeryville Shellmound". (reprinted 1980) *In* K. E. Campbell (Ed.). Papers in avian paleontology honoring Hildegard Howard. *Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science*, 330: xxvii-xxxviii.

- Howard, H. 1931. A new species of road-runner from Quaternary cave deposits in New Mexico. *The Condor*, 33: 206-209.
- Howard, H. 1935. The Rancho La Brea Wood Ibis. *The Condor*, 37(5): 251-253.
- Howard, H. 1946. A review of the Pleistocene birds of Fossil Lake, Oregon. *Carnegie Institution of Washington Publications*, 551: 141-195.
- Howard, H. 1955. Fossil birds from Mannix Lake, California. *U. S. Geological Service, Professional Paper*, 264J: 199-205.
- Howard, H. 1958. An ancient cormorant from Nevada. *The Condor*, 60(6): 111-113.
- Howard, H. 1965. A new species of cormorant from the Pliocene of México. *Southern California Academy of Sciences Bulletin*, (64)1: 51-55.
- Howard, H. 1966. *Pliocene birds from Chihuahua, Mexico. Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science*, 94: 1 -12.
- Howard, H. 1968. A preliminary report of Pleistocene birds of Central Mexico. Abstracts, Annual Meeting Geological Society of America, Mexico City, 1: 142.
- Howard, H. 1968b. Limb measurements of the extinct vulture *Coragyps occidentalis*, within a description of a new subspecies. *In: Papers in honor to Lyndon L. Hargrove. Papers Archaeological Society of New Mexico*, 1: 115 - 128.
- Howard, H. 1969. Avian fossils from three Pleistocene sites in Central Mexico. *Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science*, 172: 1-11.
- Howard, H. 1971. Pliocene avian remains from Baja California. *Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science*, 217: 1 -17.
- Howard, H. 1974. Postcranial elements of the extinct condor *Brachyotus clarki* (Miller). *Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science*, 256:1-24.

- Howell, S. N. G. y S. D. Webb. 1995. *A guide to the birds of Mexico and Central America*. Oxford University Press, New York.
- Howell, T. R. 1969. Avian distributions in Central America, *The Auk*, 86: 293-326.
- Hubbs, C. L. & J. R. Jehl. 1976. Remains of Pleistocene birds from Isla Guadalupe, México. *The Condor*, 78(3): 412-422.
- Husband, R. A. 1924. Variability in *Bubo virginianus* from Rancho La Brea. *The Condor*, 26 (6): 220-225.
- Huxley, T. H. 1859. On a fossil bird and a fossil cetacean from New Zealand. *Quarterly Journal of Geology Society, London*, XV: 670-677.
- Huxley, T. H. 1867. On the classification of birds; and on the taxonomic value of the modifications of certain of the cranial bones observable in that class. *Proceedings of the Zoological Society, London*, 1867: 415-472.
- INEGI. 2001. *Carta topográfica cobertura nacional. Escala 1: 1000 000, Serie I*. Instituto Nacional de Estadística e Información Geográfica, México.
- INEGI, 2001b. *Síntesis de información geográfica del Estado de San Luis Potosí*. Instituto Nacional de Estadística e Información Geográfica, México.
- InfoNatura. 2007. *Aves, Mamíferos y Anfibios de América Latina* [Aplicación de página web]. Version 5.0. NatureServe, Arlington, Virginia (USA). <http://www.natureserve.org/infonatura> (último acceso: Septiembre, 2007).
- Jablonski, D. & J. J. Sepkoski. 1996. Paleobiology, Community Ecology, and Scales of Ecological Pattern. *Ecology*, 77(5): 1367-1378.
- James, H. F. 2004. The osteology and phylogeny of the Hawaiian finch radiation (Fringillidae: Drepanidini), including extinct taxa. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 141: 207-255.
- Johnson K. G. & T. McCormick. 1999. The quantitative description of biotic change using palaeontological databases, pp: 227-247. In: D. A. T. Harper (Ed.). *Numerical Paleobiology*. Wiley. London.

- Johnson, N. K. & C. Cicero. 2004. New mitochondrial DNA data affirm the importance of Pleistocene speciation in North American birds. *Evolution*, 58: 1122–1130.
- Kessler, K. T. 1841. Osteologie der Vogelfüße. *Bulletin of Naturalist Society, Moscow*, 1841: 467-508, 626-706.
- Klein, R. G. & K. Cruz-Urbe, 1984: *The analysis of animal bones from archaeological sites*. University of Chicago Press, Chicago.
- Klicka, J. & R. M. Zink. 1997. The importance of recent Ice Ages in speciation: a failed paradigm. *Science*, 277: 1666–1669.
- Klicka, J., A. J. Fry, R. M. Zink & C. W. Thompson. 2001. A cytochrome-b perspective on *Passerina* bunting relationships. *The Auk*, 118: 611–623.
- Koch, P. L. & A. D. Barnosky. 2006. Late Quaternary extinctions: state of the debate. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 37: 215-250.
- Konishi, M., S. T., Emlen, R. E., Ricklefs & J. C., Wingfield. 1989. Contributions of bird studies to Biology. *Science*, 246: 465-472.
- Kowallis, B. J., J. Heaton & K. Bringham. 1986. Fission-track dating of volcanically derived sedimentary rocks. *Geology*, 14: 19-22.
- Kowallis, B. J., C. C. Swisher, O. Carranza-Castañeda, W. E. Miller & D. G. Tingey. 1998. Preliminary radiometric dates in selected Late Tertiary vertebrate faunas from Mexico. *Avances en investigación, Paleontología de vertebrados, Universidad Autónoma de Hidalgo*, 1: 103-108.
- Kurtén, B. & E. Anderson. 1980. *Pleistocene mammals of North America*. New York: Columbia University Press.
- Lambrecht, K. 1933. *Handbuch der Palaeornithologie*. Borntraeger. Berlin.
- Lambrecht, K. 1935. In memoriam: Robert Wilson Shufeldt, 1850-1934. *The Auk*, 52: 359-361.

- Lance, J. F. 1950. Paleontología y estratigrafía del Plioceno de Plioceno de Yepómera, Estado de Chihuahua. I. Equidos, excepto *Neohipparion*. Universidad Nacional Autónoma de México. *Instituto de Geología, Boletín*, 54: 1-81.
- Laroulandie, V. 2000: *Taphonomie et archéozoologie des oiseaux en grotte: applications aux sites paléolithiques du Bois-Ragot (Vienne), de Combe Saunier (Dordogne) et de La Vache (Aricge)*. Thèse d'Université, Université de Bordeaux I.
- Laroulandie, V. 2005. Anthropogenic versus non-anthropogenic bird bone assemblages : New criteria for their distinction, pp: 25-30. *In*: T. O'Connor (Ed.). *Biosphere to lithosphere : new studies in vertebrate taphonomy*. Oxbow Books. Oxford.
- LeFanu, W. 1990. *Nehemiah Grew: A Study and Bibliography of his Writings*. St Pauls Bibliographies. Detroit.
- Lindsay, E. H. 1984. Late Cenozoic mammals from northwestern Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4: 208–215.
- Linneo, C. 1758. *Systema Naturae. Vol. I, Regnum animale*. 10^a. ed. (Reimpresión 1956). British Museum (Natural History), London.
- Livezey, B. C. 1991. A phylogenetic analysis and classification of recent dabbling ducks (Tribe Anatini) based on comparative morphology. *The Auk*, 108: 471-507
- Livezey, B. C. 1997. A phylogenetic classification of waterfowl (Aves : Anseriformes), including selected fossil species. *Annals of the Carnegie Museum*, 66: 457– 496.
- Livezey, B. C. & Storer, R. W. 1992. Morphometric comparison of skeletons of the western grebe complex *Aechmophorus* of the United States and Canada. *The Condor*, 94(3): 668-679.
- Livingston, S. D. 1989: The taphonomic interpretation of avian skeletal parts frequencies. *Journal of Archaeological Sciences*, 16: 537-547.

Lopez Piñero, J. 1992. *La anatomía comparada antes y después del darwinismo*. Akal. Madrid.

Lorenzo J. L. & L. Mirambell. 1981. El Cedral, S.L.P. México. Un sitio con presencia humana de más de 30,000 años A. P., pp: 112-123. *In: A. Bryan (Comp.). Memorias del X Congreso de la Unión Internacional de Ciencias Prehistóricas y Protohistóricas. Comisión XII: El Poblamiento de América*. Unión Internacional de Ciencias Prehistóricas y Protohistóricas, México.

Lovette, I. J. 2005. Glacial cycles and the tempo of avian speciation. *Trends in Ecology and Evolution*, 20: 57–59.

Lozano-García, M. S. & B. Ortega Guerrero. 1998. Late Quaternary environmental changes of the central part of the Basin of Mexico; correlation between Texcoco and Chalco basins. *Review of Paleobotany and Palinology*, 99: 77-93.

Lydeker, R. 1891. *Catalogue of the fossil birds in the British Museum (Natural History)*. British Museum of Natural History, London.

Lyell, C. 1863. *The geological evidence of the antiquity of man*. J. M. Dent and Sons, London. (Reimpresión 2004). Dover Publications, New York.

Lyman, R. L. 1994: *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge University Press, Cambridge.

Lyman, R. L., E. Power & R. J. Lyman. 2003: Quantification and sampling of faunal remains in owl pellets. *Journal of Taphonomy*, 1(1): 3-14.

Maas M. C. y D. W. Krause. 1994. Mammalian turnover and community structure in the Paleocene of North America. *Historical Biology*, 8: 91-128.

MacFadden, B. J. 2000. Cenozoic mammalian herbivores from the Americas: reconstructing ancient diets and terrestrial communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 31: 33-59.

- Maldonado Koerdell, M. 1947. Nota preliminar sobre una fauna subfósil de pequeños vertebrados en un antiguo delta de la región de Zumpango, México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 8(1-4): 243-249.
- Maldonado-Koerdell, M. 1948. Los vertebrados fósiles del Cuaternario de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 9:1-35.
- Manegold, A., G. Mayr, & C. Mourer-Chauviré. 2004. Miocene songbirds and the composition of the European passeriform avifauna. *The Auk*, 121(4):1155-1160.
- Marshall, L. G., S. D. Webb, J. J. Sepkoski Jr., & D. M. Raup. 1982. Mammalian evolution and the Great American Interchange. *Science*, 215: 1351-1357.
- Martín del Campo R. 1944. Huevos subfósiles de grulla en el Valle de México. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México*, 15(1):313-318.
- Martin, D. S. 1874. Remarks on *Odontopteryx toliapicus*. *Proceedings of the Lyceum of Natural History, New York*, IV (2): 97-98.
- Martin, P. S. 1967 Pleistocene overkill. *Natural History*, 76: 32-38.
- Matheu, A. & J. del Hoyo J 1992. Family Threskiornithidae, pp: 472-506. In: J del Hoyo, A Elliott & J Sargatal (Eds.). *Handbook of the Birds of the World Vol. 1*, Lynx Edicions, Barcelona.
- Mayr, E. 1946. History of the North America bird fauna, *Wilson Bulletin*, 58: 3-41.
- Mayr, E. 1964. Inferences concerning the Tertiary American bird fauna. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 51: 280-288.
- Mayr, G. & I. Weidig. 2004. The Early Eocene bird *Gallinuloides wyomingensis*—a stem group representative of Galliformes. *Acta Palaeontologica Polonica*, 49 (2): 211–217.
- McKusick, C. R. 1980. Three groups of turkeys from Southwestern archaeological sites. *Natural History Museum, Los Angeles County, Contributions of Science*, 330: 225-235.

- McKusick, C. R. 1986. *Southwest Indian turkeys. Prehistory and comparative osteology*. Southwest Bird Laboratory. Globe.
- Mead J. I., A. Baez, S. L. Swift, M. C. Carpenter & M. Hollenshead. 2006. Tropical marsh and savanna of the late Pleistocene in Northeastern Sonora, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 51(2): 226–239.
- Mead J. I., S. L. Swift, A. Baez, M. Hollenshead & M. C. Carpenter. 2001. Pleistocene (?Irvingtonian) fauna from Terapa, Sonora, México. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31(3 Supplement): 80.
- Messing, H. J. 1986. A late Pleistocene- Holocene fauna from Chihuahua, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 31(3): 277-288.
- Mena de la Peña B. 1975. *Bibliografía y catálogo sistemático de la mastofauna fósil de México, con notas sobre avifauna fósil*. Tesis profesional Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Metcalf S. E., S. L. O'Hara, M. Caballero & S. J. Davies. 2000: Records of Late Pleistocene-Holocene climatic change in México – a review. *Quaternary Science Reviews*, 19: 699-721.
- Meyer de Schauensee R. 1982. *A guide to the birds of South America*, 2nd edition. Academy of Natural Sciences, Philadelphia, Pennsylvania.
- Miller, L. 1932. The Pleistocene storks of California. *The Condor*, 34(5): 212-216.
- Miller, L. 1942. Two new birds genera from Pleistocene of Mexico. *University of California Publications in Zoology*, 47: 43-46.
- Miller, L. 1943. The Pleistocene birds of San Josecito cavern, Mexico. *University of California Publications in Zoology*, 47(5):143-168.
- Miller, L. 1944. A Pliocene flamingo from Mexico. *Wilson Bulletin*, 56(2): 77-82.
- Miller, W. E. 1980. The late Pliocene Las Tunas local fauna from Southernmost Baja California, México. *Journal of Paleontology*, (54)4: 762-805.

- Miller, W. E. & O. Carranza-Castañeda. 1984. Late Cenozoic mammals from Central Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4(2): 216-236.
- Miller, W. E. & O. Carranza-Castañeda. 2002. Importance of Mexico's late Tertiary mammalian faunas, pp: 83-102. *In*: M. Montellano-Ballesteros & J. Arroyo-Cabrales (Eds.). *Avances en los estudios paleo-mastozoológicos en México*. Colección Científica. Instituto Nacional de Antropología e Historia. México.
- Milne-Edwards, A. 1868. *Recherches anatomiques et paléontologiques pour servir à l'histoire des oiseaux fossiles de la France*. 2 vol. E. Martinet. Paris.
- Miotti L. & M. Salemne. 1999: Biodiversity, taxonomic richness and specialist-generalists during Late Pleistocene - Early Holocene times in Pampa and Patagonia (Argentina, Southern South America). *Quaternary International*, 53-54: 53-68.
- Mirambell, L. 1978. Tlapacoya: a late Pleistocene site in Central Mexico, p: 221-230. *In*: A. L. Bryan (Ed.). *Early Man in America*. Department of Anthropology, University of Alabama, Occasional Papers 1.
- Mlikovský, J. 2002. *Cenozoic birds of the world, Part I: Europe*. Ninox Press, Praga.
- Montellano-Ballesteros, M. 1992. Una edad del Irvingtoniano al Rancholabreano para la fauna Cedazo del Estado de Aguascalientes. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista*, 9(2): 195-203.
- Montellano-Ballesteros, M. & J. Arroyo-Cabrales (Eds.). 2002. *Avances en los estudios paleo-mastozoológicos en México*. Colección Científica, Instituto Nacional de Antropología e Historia. México.
- Mooser, O. 1958. La fauna Cedazo del Pleistoceno en Aguascalientes. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología, Anales*, 29: 409-452.

Morales, M. A. 1993. Ornithoarcheology: The various aspects of the classification of bird remains from archaeological sites. *Archaeofauna*, 2: 1-13.

Morales M. A. & Y. Antipina. 2003. A preliminary survey of the birds from Velikent (Bronze age, Daghestan, Russia). *Bulletin of Florida Museum of Natural History*, 44(1): 43-54.

Morales, M. A. & E. Roselló (Eds.). 1993. Archaeornitology: birds and the archaeological record. Proceedings of the First Meeting of the ICAZ Bird Working Group, Madrid, 1992. *Archaeofauna*, 2:1- 275.

Moreno, E. 1985. Clave osteológica para la identificación de los Passeriformes ibéricos. I: Aegithalidae, Remizidae, Paridae, Emberizidae, Passeridae, Fringillidae, Alaudidae. *Ardeola*, 32(2): 295-377.

Moreno, E. 1986. Clave osteológica para la identificación de los Passeriformes ibéricos. II: Hirundinidae, Prunellidae, Sittidae, Certhiidae, Troglodytidae, Cinclidae, Laniidae, Oriolidae, Corvidae, Sturnidae, Motacillidae. *Ardeola*, 33(1-2):69-129.

Moreno, E. 1987. Clave osteológica para la identificación de los Passeriformes ibéricos. III: Muscicapidae. *Ardeola*, 34(2):243-273.

Morett, A. L., J. Arroyo-Cabrales & O. J. Polaco. 1998: Tocuila, a remarkable Mammoth site in the Basin of Mexico, *Current Research in Pleistocene*, 15: 118-120.

Morrone, J. J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 76: 207-252.

Morse, E. S. 1871. On the carpal and tarsal bones of birds. *American Naturalist*, V: 524-525.

Morse, E. S. 1872. On the tarsus and carpus of birds. *Annals of the Lyceum of Natural History, New York*, X: 141-158.

- Morse, E. S. 1880. On the identity of the ascending process of the astragalus in birds with the intermedium. *Anniversary Memoirs of the Boston Society of Natural History*, 1880: 1-10.
- Mourer-Chauviré, C. 1975. Les oiseaux du Pléistocène moyen et supérieur de France. *Documents du Laboratoire de Géologie de la Faculté de Sciences de Lyon*, 64 (2): 1- 624.
- Mourer-Chauviré, C. (Ed.) 1987. L'Évolution des Oiseaux d'Après le Témoignage des Fossiles. *Documents du Laboratoire de Géologie de la Faculté de Sciences de Lyon*, 99: 1-248.
- Mourer-Chauviré, C. 1983. Les oiseaux dans les habitats préhistoriques: Gibier des hommes ou proies des rapaces?, pp: 111-124. *In*: C. Grigson & J. Clutton-Brock (Eds.). *Animals and Archaeology: 2. Shell Middens, Fishes and Birds*. BAR International Series, 183, Oxbow books, Oxford.
- Mourer-Chauviré, C. 2004. Review of Jiri Mlikovsky (2002). Cenozoic birds of the World, Part 1: Europe. *The Auk*, 121 (2): 623-627.
- Murphy, S., B. Kessel & L. Vinning. 1984: Waterfowl populations and limnological characteristics of taiga pond. *Journal of Wildlife Management*, 48: 1156-1163.
- Murray Jr. B. G. 1967. Grebes from the late Pliocene of North America. *The Condor* 69: 277-288.
- Newton, I. 2003. *The speciation and biogeography of birds*. Academic Press, New York.
- Niederberger, C. 1987. *Paléopaysages et archéologie pré- urbaine du bassin de Mexico*, 2 vols. Collection Études Mésoaméricaines. Centre d'Études Mexicaines et Centroaméricaines. México.
- Noriega, J. I. 2001. Comunicación. *Society of Avian Paleontology and Evolution Newsletter*, 15: 2.

- Olsen, S. J. 1979: Osteology for the archaeologist. *Papers of the Peabody Museum of Archaeology and Ethnology*, 56(4 & 5): 50-186.
- Olson, S. L. 1974. The Pleistocene rails of North America. *The Condor*, 76: 169–175.
- Olson, S. L. 1984. An Evaluation of the Fossil Curlew *Palnumenius victima* L. Miller (Aves: Scolopacidae). In: Hugh H. Genoways and Mary R. Dawson, editors. Contributions in Quaternary Vertebrate Paleontology: A Volume in Memorial to John E. Guilday. *Carnegie Museum of Natural History Special Publication*, 8: 53-55.
- Olson S. L. 1985. The fossil record of birds, pp: 77-238. In: D. S. Farner, J. R. King & K. C. Parkes (Eds.). *Avian Biology*, Vol. VIII. Academic Press. London & New York.
- Olson, S. L. 1991. The fossil record of the genus *Mycteria* (Ciconiidae) in North America. *The Condor*, 93(4): 1004-1006.
- Olson, S. L. (Ed.) 1999. Avian Paleontology at the Close of the 20th Century: Proceedings of the 4th International Meeting of the Society of Avian Paleontology and Evolution, Washington, D.C., 4-7 June 1996. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 89: 1-344.
- Olson, S. L. & H. F. James. 1982. Fossil birds from the Hawaiian Islands: Evidence for wholesale extinction by man before western contact, *Science*, 217: 633-635.
- Owen, R. 1846. *A history of British fossil mammals and birds*, Jan van Voorst, London.
- Paillison, J. M., S. Reeber & L. Marion: 2002. Birds assemblages as bioindicators of water regime management. Hunting disturbance in natural wet grasslands. *Biological Conservation*, 106: 115-127.

- Pantoja-Alor, J., 1992. Geología y paleoambientes de la Cantera Tlayúa, Tepexi de Rodríguez, Estado de Puebla: *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Revista*, 9(2): 156-176.
- Parmalee, P. W. & W. E. Klippel. Evidence of a boreal avifauna in Middle Tennessee during the late Pleistocene. *The Auk*, 99: 365-368.
- Pavia, M. 2000. *Le Avifaune pleistoceniche dell'Italia meridionale*. Tesis doctoral inédita. Università di Torino.
- Pellegrin, P. 1992. Présentation, pp: 5-43. In: P. Pellegrin (Ed.). *Cuvier. Recherches sur les ossements fossiles de quadrupèdes. Discours préliminaire*. Reimpresión 1992. Flammarion, Paris.
- Peters, D. S. (Ed.) 1995. Acta Palaeornithologica. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 181: 1-361.
- Peterson A. T., E. Martínez-Meyer & C. González-Salazar. 2004. Reconstructing the Pleistocene geography of the *Aphelocoma* jays (Corvidae). *Diversity and Distributions*, 10: 237-246.
- Pichardo del Barrio, M., J. Bonilla L. & W. Hoppe. 1961. El mamut posiblemente más antiguo de la Cuenca de México, con algunas consideraciones paleoecológicas y geocronológicas, pp:113-124. In: *Homenaje a Pablo Martínez del Río en el XXV de la edición de los Orígenes Americanos*. Instituto Nacional de Antropología e Historia. México.
- Pierce, R. J. 1996. Family Recurvirostridae (stilts and avocets), pp: 332-347. In: J. del Hoyo (Eds.). *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 3. Lynx Edicions, Barcelona.
- Polaco, O. J. & L. Butrón M. 1997. Mamíferos pleistocénicos de la cueva "La Presita", San Luis Potosí, México, pp: 279-296. In: J. Arroyo-Cabrales & O. J. Polaco (Eds.). *Homenaje al profesor Ticul Álvarez*. Colección Científica, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México.

Premuda, L. y G. Zanchin. 1997. Il pensiero scientifico di Girolamo Fabrici D'Acquapendente. *Medicina nei Secoli-Arte e Scienza*, 9(1): 109-120.

Prestwich, J. B. 1894. On the evidence of a submergence of Western Europe, and of the Mediterranean coasts, at the close of the Glacial or so-called Post-glacial period, and immediately preceding the Neolithic or Recent Period. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series A*, 1893: 903–984.

Prum, R. O. 2002. Why ornithologists should care about the theropod origin of birds. *The Auk*, 119: 1-17

Raszkowski, C. A. & R. W. Tonn. 2000: Community concordance between the fish and aquatic birds of lake in northern Alberta, Canada: the relative importance of environmental and biotic factors. *Freshwater Biology*, 43: 421-437.

Raup, D. M. & R. E. Crick. 1979: Measurement of faunal similarity in Paleontology. *Journal of Paleontology*, 53(5): 1213-1227.

Rea, A. M. 1980. Late Pleistocene and Holocene turkeys in the Southwest. *Natural History Museum, Los Angeles County, Contributions of Science*, 330: 209-224.

Rea, A. M. 1997. The indeterminate parrot of Nuevo León, pp. 167-176. In: R. W. Dickerman (Ed.). *The Era of Allan R. Phillips: A Festschrift*. University of New Mexico, Albuquerque.

Reitz, E. & E. Wing. 1999. *Zooarcheology*. Cambridge University Press, Cambridge.

Remsen, J. V., Jr., A. Jaramillo, M. Nores, J. F. Pacheco, M. B. Robbins, T. S. Schulenberg, F. G. Stiles, J. M. C. da Silva, D. F. Stotz & K. J. Zimmer. 2005. A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union. <http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html> (último acceso: Diciembre, 2007).

Ridgely, R. S., T. F. Allnutt, T. Brooks, D. K. McNicol, D. W. Mehlman, B. E. Young & J. R. Zook. 2007. Digital Distribution Maps of the Birds of the Western

Hemisphere, version 3.0. NatureServe, Arlington, Virginia, USA. <http://www.natureserve.org/getData/birdMaps.jsp> (último acceso: Diciembre, 2007).

Rodriguez de la Rosa, R., M. C. Aguilón-Martínez, J. López-Espinosa & D. A. Eberth. 2004. The fossil record of vertebrate tracks in Mexico. *Ichnos*, 11: 27-37.

Roger, J. 1980. The living world, pp: 255-283. *In*: G. S. Rousseau & R. Porter (Eds.). *The ferment of knowledge*. Cambridge University Press. Cambridge.

Rohwer, S., C. E. Filardi, K. S. Bostwick & A. T. Peterson. 2000. A critical evaluation of Kenyon's shag (*Phalacrocorax [Stictocarbo] kenyon*). *The Auk*, 117: 308-320.

Rosenzweig, M. L. & J. A. Taylor. 1980. Speciation and diversity in Ordovician invertebrates: filling niches quickly and carefully. *Oikos* 35: 236-243.

Ruddiman W. F. & H. E. Wright (Eds.). 1987. *North America and adjacent oceans during the last deglaciation. The geology of North America*. Geological Society of America. Vol. K-3.

Rütimeyer, L. 1862. *Die Fauna der Pfahlbauten in der Schweiz*. Neuchâtel, Basel.

Sánchez Marco, A. 1996. Aves fósiles del Pleistoceno Ibérico: rasgos climáticos, ecológicos y zoogeográficos. *Ardeola*, 43: 207-219.

Sánchez Marco, A. 1999. Catálogo paleornitológico del Terciario ibérico y balear. *Estudios Geológicos*, 55: 163-171.

Sánchez Marco, A. 1999. Implications of the avian fauna for paleoecology in the Early Pleistocene of Iberian Peninsula. *Journal of Human Evolution*, 37: 375-388.

Sánchez Marco, A. 2004. Avian zoogeographical patterns during the Quaternary in the Mediterranean region and paleoclimatic interpretation. *Ardeola*, 51 (1): 91-132.

Sánchez-Marco, A. 2005. *Avifaunas cuaternarias de la Península Ibérica: sistemática, paleoecología y paleozoogeografía*. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Madrid.

Sánchez Marco, A. & I. Sastre. 2001. Historia de la Paleornitología en España a través de los documentos científicos. *Revista Española de Paleontología*, 16 (1): 99-113.

Santamaría, D. & O. J. Polaco. 1984. *Informe sobre un nuevo hallazgo de restos fósiles de mamutes en Tepexpan, Estado de México*. Informe del Archivo Técnico de la Coordinación Nacional de Arqueología, INAH, mecanoscrito.

Sánz, J. L. 1999. *Los dinosaurios voladores. Historia evolutiva de las aves primitivas*. Colección Mundo Vivo. Editorial Libertarias. Madrid.

Schulze-Hagen, K., F.D. Steinheimer, R. Kinzelbach & C. Gasser, 2003. Avian taxidermy in Europe from the Middle Ages to the Renaissance. *Journal of Ornithology*, 144(4): 459-478.

Seguí, B. 1999. *Els ocells fossils de Mallorca i de Menorca. Successió estratigràfica d'aus en els rebliments carsítics de les Gimnesies*. Tesis doctoral inédita. Universitat de les Illes Balears.

Selander, R. K. 1965. Avian speciation in the Quaternary, pp: 527-542. In: H. E. Wright, Jr., & D. G. Frey (Eds.). *The Quaternary of the United States*. Princeton University Press, Princeton, N.J.

Serjeanston, D. (ed.). 1997. Subsistence and Symbol. Papers from the International Council for Archaeozoology Bird Group Meeting, 1995. *International Journal of Osteoarchaeology*, 7(4): 1-449.

Shaw, C. A. 1981. *The middle Pleistocene El Golfo local fauna from northwest Sonora, Mexico*. Unpublished M. Sc. thesis. California State University, Long Beach.

Shufeldt, R. W. 1909. Osteology of birds: 1: Osteology of the Accipitres. 2: Osteology of the Gallinae. 3: Osteology and classification of the Anseres. *Bulletin of the New York State Museum*, 103: 1-381.

Sibley C.G. & J. E. Ahlquist, 1990. *Phylogeny and Classification of birds*. Yale, New Haven y Londres.

Sibley, D. A. 2001. *National Audubon Society, The Sibley guide to birds*. Alfred A. Knopf Publisher. New York.

Siegel-Causey, D. 1988. Phylogeny of the Phalacrocoracidae. *The Condor*, 90: 885-905.

Siegel-Causey D. 1991. Systematics and biogeography of north Pacific shags, with a description of a new species. *Occasional papers of the Museum of Natural History (Lawrence, Kansas: The University of Kansas)*, 140: 1-17.

Silva - Bárcena, A. 1969. Localidades de vertebrados fósiles en la República mexicana. *Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología, Serie: Paleontología Mexicana*, 28: 1-34

Simpson, G. G. 1950. History of the fauna of Latin America. *American Scientist*, 38: 361-389.

Simpson, G. G., A. Roe & R. C. Lewontin. 2003. *Quantitative zoology*. Revised Edition. Dover Publications, New York.

Smith, A. B. 2001: Analysis of diversity, pp: 504-509. *In*: D. E. Briggs & P. R. Crowther. *Palaeobiology II*. Blackwell Publisher, London.

Steadman, D. W. 1980. A review of the osteology and paleontology of turkeys (Aves: Meleagridinae). *Natural History Museum of Los Angeles County Contribution in Science*, 330: 131-207.

Steadman, D. W. 1984. A middle Pleistocene (late Irvingtonian) avifauna from Payne Creek, central Florida. *Carnegie Museum of Natural History, Special Publication*, 8: 47-52.

Steadman, D. W. & P. S. Martin. 1984. Extinction of birds in the Late Pleistocene of North America, pp: 466-477. *In*: P. S. Martin & R. G. Klein (Eds.). *Quaternary extinctions, a prehistoric revolution*. The University of Arizona Press, Tucson.

Steadman, D. W. & P. S. Martin. 2003. The late Quaternary extinction and future resurrection of birds on Pacific islands. *Earth-Science Reviews*, 1270: 1 –15.

Steadman, D. W. & M. C. Mckittrick. 1982 A Pliocene bunting from Chihuahua. *The Condor*, 84: 240-241.

Steadman, D. W., J. Arroyo-Cabrales, E. Johnson & A. F. Guzman. 1994. New information on the late Pleistocene birds from San Josecito Cave, Nuevo Leon, Mexico. *The Condor*, 96: 577-589.

Stehli F.G. y S. D. Webb (Eds.). 1985. *The Great American Biotic Exchange*. Plenum Press. New York.

Stewart, J. R. 2002. The evidence for the timing of speciation of modern continental birds and the taxonomic ambiguity of the Quaternary fossil record, pp: 259-280. In: Z. Zhou & F. Zhang (Eds.). *Proceedings of the 5th Symposium of the Society of Avian Paleontology and Evolution*. Science Press, Beijing.

Stewart, J. R. & F. Hernández-Carrasquilla. 1997. The identification of extant European bird remains: a review of the literature. *International Journal of Osteoarcheology*, 7(4): 364-371.

Storer, R. W. 1954. A fossil trasher from the Pleistocene of Mexico. *Wilson Bulletin*, 66(2): 144-145.

Storer, R. W. 1976. The Pleistocene pied-billed grebes (Aves:Podicipedidae). *Smithsonian Contribution to Paleobiology*, 27: 147-153.

Storer, R. W. 1992. Intraspecific variation and the identification of Pliocene and Pleistocene grebes. *Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions on Science*, 36: 419-422.

Stresemann, E. 1976. *Ornithology from Aristotle to the present*. Harvard University Press, Cambridge y London.

Stucchi M. & S. Emslie. 2005. A new condor (Ciconiiformes, Vulturidae) from the late Miocene/early Pliocene Pisco formation, Peru. *The Condor*, 107: 107-113.

- Suárez, W. 2004. The Identity of the fossil raptor of the genus *Amplibuteo* (Aves: Accipitridae) from the Quaternary of Cuba. *Caribbean Journal of Science*, 40 (1): 120-125.
- Sutherland, S. A. 1986. *The archaeozoological study of bird bones*. Tesis doctoral, Universidad de Sheffield.
- Tambussi, C. P. & J. I. Noriega. 1996. Summary of the avian fossil record from the Southern South America. *In*: Arratia, G. (ed.), Contributions of southern South America to vertebrate paleontology, *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen*, 30: 245-264.
- Tambussi, C. P. & J. I. Noriega. 1999. The fossil record of condors (Ciconiiformes: Vulturidae) in Argentina. *Smithsonian Contributions to Paleobiology*, 89: 177–184.
- Taquet, P. & K. Padian. 2004. The earliest known restoration of a pterosaur and the philosophical origins of Cuvier's Ossements Fossiles. *Comptes Rendus Paleoevol*, 3: 157-175.
- Theunissen, B. 1986. The relevance of Cuvier's lois zoologiques for his paleontological work. *Annals of Science*, 43 (6): 543-556.
- Tyrberg T. 1998. Pleistocene birds of the Palearctic: A catalogue. *Publications of the Nuttall Ornithological Club*, 27: 1-720.
- Tyrberg. T. 2007. *Useful links for avian paleontologists*. Society of Avian Paleontology and Evolution. <http://www2.nrm.se/ve/birds/sape/links001.html> (último acceso: Septiembre, 2007).
- UICN. 2001. *Categorías y Criterios de la Lista Roja de la UICN: Versión 3.1*. Comisión de Supervivencia de Especies de la UICN. UICN, Gland, Suiza y Cambridge, Reino Unido.
- U. S. E. P. A. 2002: *Methods for Evaluating Wetland Condition: Biological Assessment Methods for Birds*. Office of Water, U.S. Environmental Protection Agency, Washington, D. C.

- Van Devender, R. T., A. M. Rea, & M. L. Smith. 1985. The Sangamon interglacial vertebrate fauna from Rancho La Brisca, Sonora, México *Transactions of the San Diego Society of Natural History*, 21(2): 23 - 55.
- Vargas, A. O. & J. F. Fallon. 2005. The digits of the wing of birds are 1, 2, and 3. a review. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 304B (3): 206-219.
- Villada, M. 1897. *Catálogo de Fósiles del Museo Nacional*. Imprenta del Museo Nacional, México.
- Von den Driesch, A. 1976: A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites. *Peabody Museum Bulletin*, 1: 1-137.
- Vuilleumier, F. 1984. Faunal turnover and development of fossil avifaunas in South America. *Evolution*, 38 (6): 1384-1396.
- Vuilleumier F. 1985. Fossil and recent avifaunas and the interamerican interchange, pp: 387-424. *In*: F. G. Stehli & S. D. Webb (Eds.). *The Great American Biotic Exchange*. Plenum Press. New York.
- Webb, S. D. 1976, Mammalian fauna dynamics of the Great American Interchange. *Paleobiology*, 2, 220-234.
- Webb S. D. 1977. Evolution of savanna vertebrates in the New World. Part I: North America. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 8: 355-380.
- Webb S. D. 1978. Part II: South America and the Great Interchange. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 9: 393-426.
- Webb S. D. 1985. Late Cenozoic mammal dispersals between the Americas, pp: 357-386. *In*: F. G. Stehli & S. D. Webb (Eds.). *The Great American Biotic Exchange*. Plenum Press. New York.
- Webb, S. D. 1991. Biogeography and the Great American Interchange, *Paleobiology*, 17: 266-280.

- Webb, S. D. & A. Rancey. 1996. Late Cenozoic evolution of the Neotropical mammal fauna, pp: 335–358. *In*: J. B. C. Jackson, A. F. Budd & A. G. Coates (Eds.). *Evolution and environment in tropical America*. University of Chicago Press, Chicago.
- Webb, S. D., R. S. Graham, A. D. Barnosky, C. J. Bell, R. Franz. E. Hadly, E. L. Lundelius Jr., H. G. McDonald, R. A. Martin, H. A. Semken Jr., & D. W. Steadman. 2003. Vertebrate paleontology, pp: 519-538. *In*: A. R. Gillespie, S. C. Porter & B. F. Atwater (Eds.). *The Quaternary period in the United States*, Elsevier, New York.
- Weesie, P. D. M. 1988. The Quaternary avifauna of Crete, Greece. *Paleovertebrata*, 18(1): 1-90.
- Wetmore, A. 1934. Review of K. Lambrecht, Handbuch der Palaeornithologie. *The Auk*, 51(2):261-263.
- Wetmore, A. 1949. The pied-billed grebe in ancient deposits in Mexico. *The Condor*, 51(3): 150.
- Wetmore, A. 1952. Presidential Address. Recent Additions to Our Knowledge of Prehistoric Birds 1933-1949, pp: 51-74. *In*: S. Hörstadius (Ed.). *Proceedings of the Xth International Ornithological Congress*. Almqvist & Wiksell, Uppsala.
- Wetmore, A. 1955. Paleontology, pp: 44-56, *In*: A. Wolfson (Ed.). *Recent Studies in Avian Biology*. University of Illinois Press. Urbana.
- Wetmore, A. 1956. A Check-list of the Fossil and Prehistoric Birds of North America and the West Indies. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 131(5): 1-105.
- Winkler, H. & D. A. Christie. 2002. Family Picidae (Woodpeckers), pp: 296-558. *In*: (J. del Hoyo A. Elliott & J. Sargatal (Eds.). *Handbook of the Birds of the World*, Vol. 7. Lynx Edicions. Barcelona.
- Woolfenden, G. E. 1961. Postcranial osteology of the waterfowl. *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences*, 6(1):1-129.

Yésou, P. & P. Clergeau. 2005 Sacred Ibis: a new invasive species in Europe. *Birding World*, 18 (12): 517-526.

Young, D. 1998. *El descubrimiento de la evolución*. Ediciones del Serbal. Barcelona.

Zanchin G & L. Premuda. 1997. Vita e opere di Girolamo Fabrici D'Acquapendente. *Medicina nei Secoli-Arte e Scienza*, 9(1):97-108.

Zhou, Z. 2004. The origin and early evolution of birds: discoveries, disputes, and perspectives from fossil evidence. *Naturwissenschaften*, 91 (10): 455-471

Zhou, Z. & F. Zhang, (Eds.). 2002. *Proceedings of the 5th Symposium of the Society of Avian Paleontology and Evolution, Beijing, 1-4 June 2000*. China Science Press. Beijing.

Zink, R.M. 2004. The role of subspecies in obscuring biological diversity and misleading conservation policy. *Proceedings of the Royal Society of London B series*, 271: 561-564.

Zink, R. M. & J. Klicka. 2006. The tempo of avian diversification: a comment on Johnson and Cicero. *Evolution*, 60(2): 411–412.

Zink, R. M. & J. B. Slowinski. 1995 Evidence from molecular systematics for decreased avian diversification in the Pleistocene epoch. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 92: 5832–5835.

Zink, R. M., R. C. Blackwell-Rago & F. Ronquist. 2000. The shifting roles of dispersal and vicariance in biogeography. *Proceedings of the Royal Society of London B series*, 267: 497- 503.

Zink, R. M., J. Klicka & B. R. Barber. 2004. The tempo of avian diversification during the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B Series*, 359: 215–220.